Natur und Mensch

II

THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS
LIBRARY

500
N218
v. 2

Return this book on or before the
Latest Date stamped below.

University of Illinois Library

NOV 12 1959

L161—H41

Digitized by the Internet Archive
in 2025 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

https://archive.org/details/naturundmenschdi02unse

Natur und Mensch

Natur und Mensch

Die Naturwissenschaften und ihre Anwendungen

Herausgegeben von Dr. C. W. Schmidt

Gliederung des Werkes

Erster Band: **Weltraum und Erde,** bearbeitet von Dr. H. H. Kritzinger und Dr. C. W. Schmidt.

Zweiter Band: **Das Leben und seine Entwicklung,** bearbeitet von Prof. Dr. C. Schäffer, Prof. Dr. W. Gothan und Prof. Dr. E. Freiherr Stromer v. Reichenbach.

Dritter Band: **Der Mensch als Individuum und Rasse,** bearbeitet von Dr. F. Cappeller und Prof. Dr. G. Kraitschek.

Vierter Band: **Die angewandten Naturwissenschaften,** bearbeitet von Geh. Hofrat Prof. Dr. Otto Wiener, Prof. Dr. Hugo Kauffmann, Dr. H. H. Kritzinger, Geh. Bergrat Prof. Dr. K. Keilhack, Prof. Dr. O. Kende, Dr. W. Kotte, Prof. Dr. Fritz Lenz, Dr. H. Voelkel.

Natur und Mensch

Zweiter Band

Das Leben und seine Entwicklung

Natur und Mensch

Die Naturwissenschaften und ihre Anwendungen

Herausgegeben von Dr. C. W. Schmidt

Zweiter Band

Das Leben und seine Entwicklung

Berlin und Leipzig 1926

Walter de Gruyter & Co.

vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung :=: J. Guttentag, Verlagsbuchhandlung
Georg Reimer :=: Karl J. Trübner :=: Veit & Comp.

Das Leben und seine Entwicklung

Von

Prof. Dr. C. Schäffer, Prof. Dr. W. Gothan

und

Prof. Dr. E. Freiherr Stromer von Reichenbach

Mit 352 Abbildungen im Text
und 28 teils farbigen Tafeln

Berlin und Leipzig 1926

Walter de Gruyter & Co.

vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung :=: J. Guttentag, Verlagsbuchhandlung
Georg Reimer :=: Karl J. Trübner :=: Veit & Comp.

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung
in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright by Walter de Gruyter & Co.
Berlin und Leipzig 1926

Vorwort zum zweiten Band.

Nachdem im ersten Bande von „Natur und Mensch" der Weltraum und die Erde behandelt worden sind, erörtert der vorliegende, in sich abgeschlossene zweite Band die Erscheinungen des Lebens auf der Erde.

Die innere Gliederung des Stoffes in die drei Probleme Grundlagen, Entwicklung und Zustand, die für die gesamte Anlage von „Natur und Mensch" maßgebend ist, wurde auch hier durchgeführt und tritt schon äußerlich in die Erscheinung.

Im ersten Teil behandelt Prof. Dr. C. Schäffer die Grundlagen des Lebens, also die Grundzüge der allgemeinen Biologie. Die Kennzeichen des Lebens, die Lebensäußerungen von Pflanze und Tier, die seelischen Erscheinungen, die vielseitigen Formen der Fortpflanzung werden eingehend besprochen, und den Abschluß bietet eine Darstellung der Abstammungs- und Vererbungstheorien.

Der zweite Abschnitt „Entwicklung" bedingt aus sachlichen Gründen eine Teilung. Prof. Dr. W. Gothan gibt einen Überblick über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der erdgeschichtlichen Vergangenheit und Prof. Dr. E. Freiherr Stromer von Reichenbach behandelt die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Tierstämme von den ältesten Formationen bis zur Gegenwart.

Im dritten, den Zustand darstellenden Abschnitt werden schließlich die heutigen Lebensformen behandelt. Prof. Schäffer gibt hier nicht eine Aufzählung der einzelnen Gruppen des Systems, sondern spannt alle wichtigen Pflanzen und Tiere der Gegenwart in den Rahmen biogeographischer und biologischer Betrachtungen ein. Verteilung der Pflanzen und Tiere in den einzelnen Regionen der Erde und die vielfältigen Beziehungen der Organismen zueinander werden ausführlich behandelt.

Der Aufgabe des Werkes entsprechend wurden alle Abschnitte so gemeinverständlich gehalten, daß der gebildete Laie den Erörterungen ohne weiteres zu folgen vermag. Eine Anhäufung wissenschaftlicher Namen wurde nach Möglichkeit vermieden. Auf die Ausstattung des Bandes wurde wiederum die größte Sorgfalt gelegt; die zahlreichen Abbildungen und Tafeln der biologischen Abschnitte sind größtenteils Originale der Herren Dr. Erichson und Flanderky.

Der Herausgeber.

943129

Inhalt des zweiten Bandes

Erſter Teil: Die Grundlagen des Lebens. Von Prof. Dr. C. Schäffer.

Seite

I. Die Kennzeichen der organiſierten Subſtanz 3
A. Aus der Entdeckungsgeſchichte der Zelle 4
B. Die fundamentalen Lebenserſcheinungen 8
C. Künſtliche Nachahmung von Lebenserſcheinungen 12
D. Die Chemie des Protoplasmas 15
E. Die Struktur des Protoplasmas 20
F. Der Bau des Zellkerns und die Kernteilung 22

II. Lebensdauer und Tod des Individuums und der Art 27
A. Der Begriff des Individuums 27
B. Lebensdauer und Tod 31

III. Stoff- und Energiewechſel 42
A. Die Erſcheinungen des Aufbaues bei der Pflanze 42
B. Die Aufbauvorgänge im Tierkörper 56
C. Die Abbauerſcheinungen bei Tier und Pflanze 60
D. Sekretion und Exkretion 69

IV. Reizbarkeit und Seelenleben 74
A. Allgemeines über Reizbarkeit 74
B. Das Nervenſyſtem und ſeine Aufgaben 76
C. Die Lehre vom Verhalten der Tiere 82
D. Die Frage der Tierſeele 88
E. Die Reizbarkeit der Pflanze 91
F. Pflanzen- und Tierſeele 98

V. Die Fortpflanzung im Pflanzenreich 102
A. Die vegetative Vermehrung 105
B. Die zytogene Fortpflanzung der Thalluspflanzen 106
C. Die zytogene Fortpflanzung der Archegoniaten 115
D. Die Fortpflanzung der Blütenpflanzen 117
E. Zellforſchung und Generationswechſellehre 124
F. Parthenogeneſe und Apogamie 128
G. Die Mittel zur Sicherung der Befruchtung 130

Seite

VI. Die Fortpflanzung im Tierreich 133
A. Vegetative Vermehrung 133
B. Zytogene Fortpflanzung 137
C. Der Befruchtungsvorgang der Vielzelligen 140
D. Die Ausbildung der Geschlechter 143
E. Zwittertum, Selbstbefruchtung und Fremdbefruchtung 146
F. Der Ort der Befruchtung und die Mittel zur Sicherung der Befruchtung und Entwicklung 147
G. Abweichungen vom normalen Gange der geschlechtlichen Fortpflanzung . . . 155
H. Die Beziehung zwischen Eireifung und Befruchtung 158
I. Regelmäßiger Fortpflanzungswechsel 160

VII. Abstammung und Vererbung 164
A. Geschichtliches zur Abstammungslehre 164
B. Die Begründung der Hypothese der Deszendenz 168
C. Über die Ursachen und den Mechanismus der Artumwandlung 180
D. Vom Ursprung des Lebens 203

Zweiter Teil: **Die Entwicklung der Pflanzenwelt.**

Von Prof. Dr. W. Gothan.

I. Die Erhaltung der Pflanzenwelt früherer geologischer Perioden 207

II. Die Entwicklung der Pflanzenwelt in den verschiedenen Erdepochen . . 208
A. Die Algenzeit 211
B. Die Zeit der ersten bekannten Landpflanzen 211
C. Die Zeit der Pteridophyten oder farnartigen Gewächse 213
D. Die Zeit der Nacktsamer oder Gymnospermen 225
E. Die Zeit der Bedecktsamer oder Angiospermen 233

III. Schlußwort 243

Dritter Teil: **Die Entwicklung der Tierwelt.**

Von Prof. Dr. E. Freiherr Stromer von Reichenbach.

I. Einleitung 247

II. Die Entwicklung der Tierstämme 250
A. Einzeller (Protozoa) 250
B. Schwämme (Spongiae) 251
C. Nesseltiere (Cnidaria) 251
D. † Graptolithi, † Conulariae usw. 254
E. Würmer (Vermes), Eichelwürmer (Enteropneusta) und Manteltiere (Tunicata) 255
F. Molluscoidea 255
G. Stachelhäuter (Echinodermata) 259
H. Weichtiere (Mollusca) 266
I. Gliederfüßer (Arthropoda) 277
K. Wirbeltiere (Vertebrata) 286

III. Schlußwort 317

Vierter Teil: **Die heutigen Lebensformen.** Von Prof. Dr. C. Schäffer.

Seite

I. Die Verteilung der Organismen über die Erde und ihre Urſachen (Biogeographie) 323

A. Die Landorganismen 323
a) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Pflanzen 325
b) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Pflanzenwelt 343
c) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Tiere 376
d) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Tierwelt 386
e) Einige Ergebniſſe und Probleme der genetiſchen Biogeographie 404

B. Die Lebewelt des Waſſers 428
Das Meer 430

II. Die Beziehungen der Organismen zueinander 449

A. Beziehungen im Dienſte der Fortpflanzung 449
a) Beziehungen der Geſchlechter im Pflanzenreich 449
b) Beziehungen der Geſchlechter im Tierreich 464
c) Fürſorge für die Nachkommen im Tier- und Pflanzenreich 469

B. Ernährungsbeziehungen zwiſchen den Organismen 485
a) Ernährungsbeziehungen bei Waſſerorganismen 485
b) Die Ernährung der Landtiere 490
c) Schutz- und Trutzmittel der Pflanzen und Tiere 491
d) Tierfangende Pflanzen 507
e) Das Schmarotzertum 510

C. Lebensgemeinſchaft 520
a) Lebensgemeinſchaft von Tieren derſelben Art 520
b) Wohngemeinſchaft verſchiedener Arten 533
c) Symbioſe 538
Rückblick und Ausblick 550

* * *

Erſter Teil

Die Grundlagen des Lebens

Grundzüge der allgemeinen Biologie

Von Prof. Dr. C. Schäffer

Gliederung des ersten Teiles

Seite

I. Die Kennzeichen der organisierten Substanz 3
A. Aus der Entdeckungsgeschichte der Zelle 4
B. Die fundamentalen Lebenserscheinungen 8
C. Künstliche Nachahmung von Lebenserscheinungen 12
D. Die Chemie des Protoplasmas 15
E. Die Struktur des Protoplasmas 20
F. Der Bau des Zellkerns und die Kernteilung 22

II. Lebensdauer und Tod des Individuums und der Art . . 27
A. Der Begriff des Individuums 27
B. Lebensdauer und Tod 31

III. Stoff- und Energiewechsel 42
A. Die Erscheinungen des Aufbaues bei der Pflanze 42
B. Die Aufbauvorgänge im Tierkörper 56
C. Die Abbauerscheinungen bei Tier und Pflanze 60
D. Sekretion und Exkretion 69

IV. Reizbarkeit und Seelenleben 74
A. Allgemeines über Reizbarkeit 74
B. Das Nervensystem und seine Aufgaben 76
C. Die Lehre vom Verhalten der Tiere 82
D. Die Frage der Tierseele 88
E. Die Reizbarkeit der Pflanze 91
F. Pflanzen- und Tierseele 98

V. Die Fortpflanzung im Pflanzenreich 102
A. Die vegetative Vermehrung 103
B. Die zytogene Fortpflanzung der Thalluspflanzen 106
C. Die zytogene Fortpflanzung der Archegoniaten 113
D. Die Fortpflanzung der Blütenpflanzen 117
E. Zellforschung und Generationswechsellehre 124
F. Parthenogenese und Apogamie 128
G. Die Mittel zur Sicherung der Befruchtung 130

VI. Die Fortpflanzung im Tierreich 133
A. Vegetative Vermehrung 133
B. Zytogene Fortpflanzung 137
C. Der Befruchtungsvorgang der Vielzelligen 140
D. Die Ausbildung der Geschlechter 143
E. Zwittertum, Selbstbefruchtung und Fremdbefruchtung . . 146
F. Der Ort der Befruchtung und die Mittel zur Sicherung der Befruchtung und Entwicklung 147
G. Abweichungen vom normalen Gange der geschlechtlichen Fortpflanzung 155
H. Die Beziehung zwischen Eireifung und Befruchtung . . . 158
I. Regelmäßiger Fortpflanzungswechsel 160

VII. Abstammung und Vererbung 164
A. Geschichtliches zur Abstammungslehre 164
B. Die Begründung der Hypothese der Deszendenz 168
C. Über die Ursachen und den Mechanismus der Artumwandlung 180
D. Vom Ursprung des Lebens 203

I. Die Kennzeichen der organisierten Substanz.

Zu den grundlegenden Weltanschauungsfragen, welche die Menschheit nun schon seit Jahrtausenden beschäftigen, gehört die Frage nach dem *Wesen des Lebens*, die Frage nach *Leben und Tod*. Ursprünglich ganz umwoben von naiv religiösen Vorstellungen, ist dieser Fragenkomplex heute der Gegenstand eindringender wissenschaftlicher Forschung geworden. Und wenn wir auch unendlich weit von dem ersehnten *vollen* Verständnisse entfernt sind, wenn wir auch fürchten müssen, dieses Ziel wohl nie erreichen zu können, so hat uns doch die neuere biologische Forschung Tatsachen gelehrt und Wege gewiesen, die uns erlauben, mit freudigem Stolze auch auf die Ergebnisse dieses Gebietes menschlichen Geisteslebens zu blicken.

Der *Begriff des Lebens* ist dem Menschengeiste ohne Frage schon in der Urzeit seiner Entwicklung aufgegangen; und man wird nicht fehlgehen, wenn man als sein ursprünglichstes Merkmal das der *selbsttätigen Bewegung* annimmt, wie sie der Mensch an sich selbst und an der Tierwelt beobachtete, nicht nur als Ortsbewegung, sondern auch als Herzschlag und Atmen. Aber schon frühzeitig ist dieser Begriff auch erweitert worden und übertragen auf Dinge, die wir heute als unbelebt ansehen. Ein Blick in die Mythologien lehrt uns, wie Wind und Wellen, das Feuer und die Gesteine den alten Völkern zu belebten und beseelten Wesen wurden, nicht zum wenigsten sicherlich auf Grund des Merkmals der Bewegung. Und bis in die neueste Zeit hinein hat es Naturphilosophen gegeben, die einer ähnlichen Erweiterung des Lebens- und Seelenbegriffes das Wort geredet haben. Die naturwissenschaftliche Forschung weiß allerdings mit einem so erweiterten Lebensbegriffe nichts anzufangen, denn sie vermag nur mit klaren, d. h. durch eine bestimmte Anzahl von Merkmalen scharf abgegrenzten Begriffen zu arbeiten. Und daraus folgt, daß für die Betrachtungen auf den nun folgenden Seiten nur der engere Begriff des Lebens in Frage kommen kann.

Rein methodisch gliedert sich die Erforschung des Lebens in die Beobachtung der *Lebensvorgänge* und die Untersuchung des *Körperlichen*, an welchem sich diese Vorgänge vollziehen. Erst die Verschmelzung der beiderlei Ergebnisse gibt uns dann freilich ein *Bild vom Leben*. Auch wir wollen uns dieser methodischen Trennung bedienen, indem wir uns zunächst mit der Frage nach den *körperlichen Grundlagen des Lebens* befassen.

A. Aus der Entdeckungsgeschichte der Zelle.

Solange das menschliche Auge, dieses Hauptwerkzeug unseres Forschens, allein auf den ihm von der Natur verliehenen optischen Apparat angewiesen war, konnte die Erkenntnis der körperlichen Grundlagen der Lebensvorgänge nicht über die groben Formen hinauskommen, die auch dem ungeschulten Blicke des Naturmenschen sich darbieten. Darum war es gleichsam ein Wendepunkt in der Geschichte biologischen Erkennens, als man auf den Gedanken kam, die schon im ganzen Altertum bekannten und als Brenngläser benutzten geschliffenen Linsen aus Bergkristall

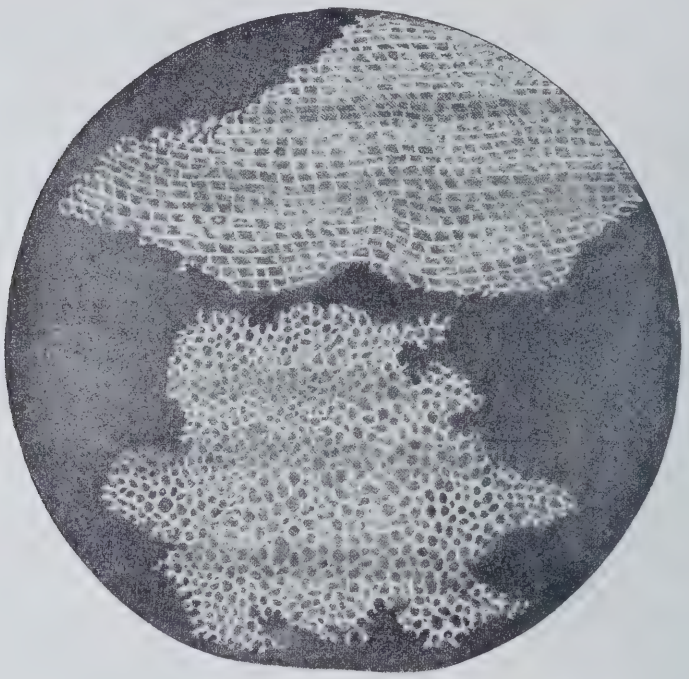


Abb. 1.
Hookes Darstellung des zelligen Aufbaues des Korkgewebes (1665).

oder Glas der Erforschung der lebenden Natur dienstbar zu machen. Die erste sichere Nachricht von der vergrößernden Wirkung konvexer Linsen gibt uns ein Buch des um das Jahr 1100 lebenden Arabers Alhazen. Aber erst das 16. und 17. Jahrhundert bemächtigen sich dieses Hilfsmittels ernstlich, und nun beginnt ein eifriges Forschen in der Welt des Kleinen und Kleinsten. Zunächst ist es noch die einfache Linse, die bald als sogenanntes „Flohglas" volkstümlich wird, der man die neueren Erkenntnisse verdankt. Ist doch sogar der größte Mikroskopiker des 17. Jahrhunderts, der Holländer Anton van Leeuwenhoek (1632—1723), noch bei ihr stehengeblieben; freilich verstand er es, Linsen von hervorragender Güte zu schleifen. Das erste zusammengesetzte Mikroskop hat wohl (aus einer Konvex- und einer Konkavlinse) der holländische Glasschleifer Zacharias Jansen um 1590 herum gebaut.

Aber die ersten folgenreichen Beobachtungen auf dem Gebiete der Lebensforschung verdanken wir — wenn wir von Leeuwenhoek absehen — dem vortrefflichen Instrumente, welches sich der englische Physiker Robert Hooke (1635—1703) verfertigte. Er veröffentlichte im Jahre 1665 unter dem Titel „Micrographia or some philosophical descriptions of minute bodies" ein Werk, das durch die in ihm enthaltene Entdeckung der Pflanzenzelle einen Merkstein in der Geschichte der Lebenserkenntnis darstellt. Der mehr physikalisch interessierte Urheber des Werkes hat allerdings wohl niemals eine Vorstellung von der Bedeutung seiner Entdeckung gewonnen, denn für ihn waren die dem Pflanzenreiche ent-

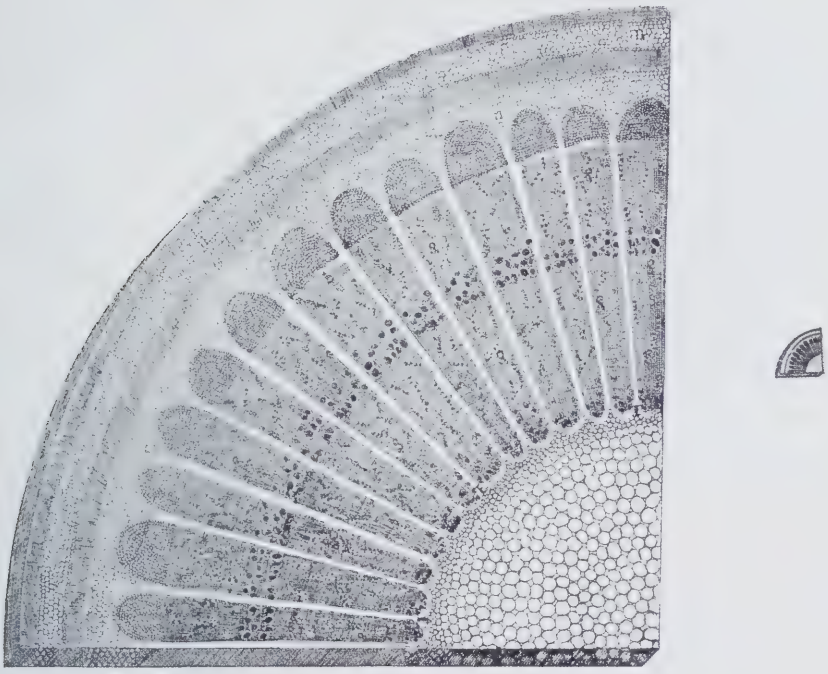


Abb. 2.
Grew's Darstellung eines Querschnittes durch einen Zweig der Berberitze (1682); rechts in natürlicher Größe.

nommenen Beobachtungsobjekte im wesentlichen nur Prüfmittel für das von ihm 1660 gebaute Mikroskop. Unsere Abb. 1 zeigt uns den zelligen Aufbau des Korkgewebes, wie Hooke ihn damals sah, als er ein sehr dünnes Korkscheibchen unter sein Mikroskop brachte. Auch das Mark des Holunders, heute noch ein wichtiges Objekt für den Anfänger im Mikroskopieren, sowie verschiedene Holzarten untersuchte er. Eigentliche pflanzenanatomische Untersuchungen um ihrer selbst willen hat er, der Physiker, noch nicht angestellt. Das blieb zwei anderen bedeutenden Forschern, dem Italiener Marcello Malpighi und dem Engländer Nehemia Grew vorbehalten, die den Aufbau der Pflanzen aus Zellen und „Fasern" weiter verfolgten und bereits zu Bildern des Pflanzengewebes von wunderbarer Feinheit gelangten (Abb. 2). Aber der Ausgangspunkt der Untersuchungen war bei Hooke

ein totes Zellgewebe, der Kork, gewesen. Wenn es ihm und seinen Nachfolgern auch nicht entging, daß die winzigen Hohlräume bei frischen Pflanzenteilen mit flüssigem und halbflüssigem Inhalte gefüllt waren, wenn auch Malpighi bereits die Frage nach der Funktion der einzelnen Bauelemente aufwarf, so haftete doch das Auge dieser Forscher naturgemäß mehr an der Wandung als am Inhalte, wie ja auch das von Hooke gewählte Wort „Zelle" zunächst auf die Wandung als wesentlichen Teil hinweist. Und doch sollte sich im Verlaufe der weiteren Forschung der Zellbegriff völlig wandeln. Eine Beobachtung des italienischen Professors der Physik, Bonaventura Corti, war schon geeignet, diese Wandlung einzuleiten. Er betrachtete im Herbste des Jahres 1773 eine Wasserpflanze aus der Gruppe der Armleuchteralgen, Chara flexilis, unter dem Mikroskop und sah zu seinem Erstaunen in den Zellen Strömungen einer körnigen Flüssigkeit. Als er einige Zweige davon in einem Uhrglase mit Wasser 48 Stunden lang unter dem Rezipienten einer Luftpumpe, in stark verdünnter Luft, aufbewahrt hatte, fand er, daß die Bewegung still stand, während sie 8—12 Stunden nach Zuführung normaler Luft wieder im vollen Gange war. Auch heute noch sind jene Armleuchteralgen brauchbare Objekte zur Beobachtung der Bewegungen des lebenden Zellinhaltes, wenn sie auch übertroffen werden von anderen, wie z. B. den Staubfadenhaaren des Liliengewächses Tradescantia virginica (Abb. 3). Der schönen Entdeckung Cortis ging es damals wie so mancher anderen, für die das Denken der zeitgenössischen Forscher noch nicht genügend vorbereitet war: sie wurde zunächst übersehen und vergessen. So kam es, daß im Mai 1807 ein deutscher Forscher, Lud. Christ. Treviranus, sie von neuem machen und in die Wissenschaft einführen konnte. Die seit Malpighi und Grew nicht erheblich weiterentwickelte Lehre vom mikroskopischen Bau der Pflanzen begann um diese Zeit wieder einen stärkeren Aufschwung zu nehmen. Insbesondere richtete sich das Augenmerk der Forscher von der Zellwand mehr auf den Zellinhalt. Robert Brown entdeckte 1833 bei Gelegenheit seiner Orchideenuntersuchungen in diesem Inhalte ein dichteres, formbeständiges Körperchen, das er „nucleus of the cell", also „Zellkern" nannte, und damit war ein Zellorgan gefunden, das später eine bedeutsame Rolle in der Erörterung der Lebenserscheinungen spielen sollte. Einen hervorragenden Anteil an der Entwicklung der Lehre von der Pflanzenzelle nahmen M. J. von Schleiden (1804 bis 1887) und Hugo von Mohl (1805—1872). Schleiden schrieb schon 1848 in seinem Buche „Die Pflanze und ihr Leben" die Worte: „Die Zelle dürfen wir . . . als einen kleinen, selbständigen, für sich lebenden Organismus ansehen" und Mohl war es, der in der richtigen Erkenntnis von der großen Wichtigkeit des zähflüssigen, eiweißreichen lebenden Zellinhaltes — im Gegensatze zu dem wässrigen Zellsaft — für diesen Lebensträger den Namen „Protoplasma" einführte. Schleiden richtete

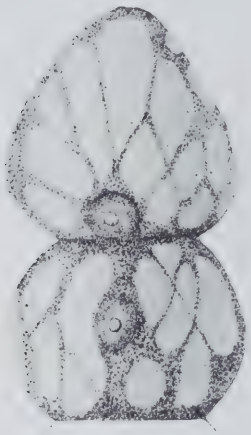


Abb. 3. Die obersten Zellen eines Staubfadenhaares von Tradescantia Selowii mit Zellkernen, Kernkörperchen und Strömen von Protoplasma (nach Mohl).

unter anderem seine Bemühungen auch auf die Erforschung der Zellentstehung. Er entdeckte dabei die sogenannte „freie Zellbildung", die darin besteht, daß der Kern einer Zelle in mehrere Teilkerne zerfällt, worauf sich das Protoplasma um die neuen Kerne verteilt, so daß also mehrere neue Zellen (mit eigener Wandung) in der Mutterzelle entstehen. Indem er diese Entstehungsweise für die allgemein

Abb. 4. Entstehung von Zellen durch freie Zellbildung: Sporenbildung in den schlauchförmigen Zellen eines Becherpilzes (Peziza); a Sporen im Entstehen, b fertige Sporen, c Protoplasmarest.

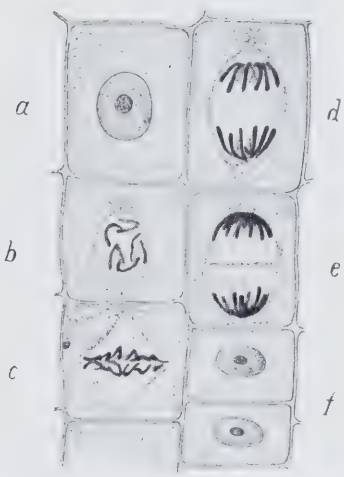


Abb. 5. Gewöhnliche Zellteilung, a ruhender Kern; b, c, d, e sich teilende Kerne, f zwei neue Zellen.

gültige hielt, irrte er freilich. Heute wissen wir, daß sie die Ausnahme darstellt (Abb. 4), während das gewöhnliche Wachstum der Pflanzenteile und die gewöhnliche Vermehrung ihrer Zellen auf einer fortgesetzten Zweiteilung der Zellkörper — beginnend mit der Kernteilung und endend mit der Entstehung neuer Zellscheidewände — beruht (Abb. 5). Mittlerweile war man auch der mikroskopischen Erforschung des Tierkörpers nähergetreten. Theodor Schwann (1810—1881) hatte 1839 seine berühmten „Mikroskopischen Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen" veröffentlicht und hatte erkannt, daß wie die Pflanze so auch das Tier aus zahllosen „Elementarteilchen", eben den Zellen, zusammengesetzt ist, nur mit dem Unterschiede, daß die Tierzellen eine weit größere Mannigfaltigkeit aufweisen und sich vielfach weit mehr vom Grundtypus der Zelle entfernen. Der Läuterung und

Berichtigung des Zellbegriffes diente in nicht geringem Grade die Erforschung der niedersten Organismen, die wir heute als einzellige erkannt haben. Ihr Entdecker ist der Holländer Anton van Leeuwenhoek (1632—1723), der, um nur einige seiner wichtigsten Entdeckungen zu nennen, die Rädertierchen, die Infusorien, die Bakterien, die Blutkörperchen, die Spermatozoen, die Querstreifung der Muskelfasern als erster gesehen hat. An Leeuwenhoek reiht sich würdig an der Nürnberger Miniaturmaler Rösel von Rosenhof (1705—1759). Beide Männer sind nicht als Fachgelehrte, sondern als Naturliebhaber an ihr Studium herangetreten; aber bei beiden war das Ergebnis für ihre Zeit wahrhaft bewundernswert. Daß Rösel den Zellkern und seine Teilung noch nicht erkannte, nimmt nicht weiter wunder. Als man aber dieses Organ später auch in jenen niedersten tierischen Wesen entdeckt hatte, waren alle Vorbedingungen zur Schaffung des neuen Zellbegriffes beieinander. So konnte denn Max Schultze in seiner Abhandlung „über den Begriff der Zelle" (1861) zu dem Ergebnis kommen, daß das Wesentliche einer Zelle nichts weiter sei als ein „nacktes Protoplasmaklümpchen mit Kern"*), daß die Zellwand dagegen etwas Sekundäres darstelle. Von anderer Seite ist, weil das Wort „Zelle" nun ja nicht mehr zum Inhalt des Begriffes paßt, der Name „Protoplast" vorgeschlagen worden. Im praktischen Gebrauche hat sich das Wort „Zelle" gegenüber allen Anfechtungen dennoch erhalten. Aber die Zelle ist heute nicht mehr das Kämmerchen, das einen Zellinhalt irgendwelcher Art beherbergt, jener Inhalt vielmehr ist die Zelle. Den „Elementarorganismus" nennt sie Ernst Brücke (1862) mit Recht, und aus solchen Elementarorganismen in wechselnder Zahl und in mannigfaltigster Ausgestaltung bauen sich alle lebenden Wesen auf. Das ist das allgemeine Ergebnis der ersten 200 Jahre Forscherarbeit seit Hooke.

Abb. 6. Zellen eines Kiemenknorpels des Frosches (nach Schwann).

B. Die fundamentalen Lebenserscheinungen.

Wir schließen hier unsere Betrachtungen über die historische Entwicklung der Kenntnis vom Bau und Begriff der Zelle, um uns vom Körperlichen der Zelle jetzt mehr den in ihr sich vollziehenden Lebensvorgängen zuzuwenden. Zunächst mag eine Amöbe als Beobachtungsobjekt dienen. Was uns an ihr als erste und auffälligste Lebenserscheinung entgegentritt, ist die Bewegung, die bei dieser

*) Eine Ausnahme bilden nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse die Spaltalgen (Blaualgen) und die Spaltpilze (Bakterien) insofern, als bei ihnen kein abgesonderter Zellkern nachgewiesen ist, vielleicht deshalb, weil die „Kernsubstanz" möglicherweise durch die ganze Zelle verteilt ist. Ernst Haeckel hatte aus entwicklungstheoretischen Gründen solche einfachsten kernlosen Einzeller als Vorstufe zu den kernhaltigen angenommen und sie als „Moneren" bezeichnet. Soweit seine „Moneren" aber zu den Protozoen gehören, haben sie sich alle schließlich als kernhaltig erwiesen.

freilebenden Zelle sich nicht auf innere Protoplasmaströmungen, wie wir sie am Staubfadenhaar von Tradescantia wahrnehmen, beschränkt, sondern sich in einer Formveränderung des Protoplasmaklümpchens äußert, die zur Aussendung von Fortsätzen wechselnder Zahl, der sogenannten Scheinfüßchen oder Pseudopodien führt (Abb. 7). Indem das Protoplasma bald in der einen, bald in der anderen Richtung in eines jener Pseudopodien hineinströmt, was leicht an der Körnchenbewegung wahrnehmbar ist, ergibt sich eine fließende Ortsbewegung der ganzen Zelle. Leicht läßt sich erkennen, daß diese Formveränderung unter dem Einflusse äußerer Einwirkungen steht. Erschüttern wir das Präparat in heftiger Weise, so kann der Fall eintreten, daß unser Tierchen sich zu einer Kugel abrundet. Entnehmen wir einem Heuaufguß eine Probe und suchen nach Amöben, so werden wir vorerst nur ruhende Kügelchen finden (Abb. 7b); erst nach einiger Zeit haben sie den Einfluß der Störung überwunden und beginnen Scheinfüßchen auszusenden. Und lassen wir dann unter das Deckglas unseres Präparates von einer Seite her etwa eine Kochsalzlösung fließen, so sehen wir unsere Tierchen die Salzlösung fliehen, während andererseits eine Luftblase oder eine Sauerstoffblase sie anlockt. Stechen wir mit einer Nadel in das Protoplasma, so wendet die Amöbe sich augenblicklich seitwärts (Abb. $7c_{1-2}$). Aus solchen Beobachtungen erkennt man, daß die Bewegung durch äußere Einflüsse geregelt wird und daß das Protoplasma der Amöbe die Eigenschaft der „Reizbarkeit" aufweist. Die Ansammlung in der Umgebung von Luftblasen oder am Rande des Deckglases, die freilich viel auffälliger bei den leichter beweglichen Infusorien zu sehen ist, deutet sodann auf das Sauerstoffbedürfnis des Protoplasmas hin, also auf den Vorgang der Atmung, der sich hier zweifellos ebenso vollzieht, wie in anderen Organismen: Aufnahme von Sauerstoff, Oxydation von organischen Bestandteilen des Zellkörpers, Ausscheidung der Oxydationsprodukte, vor allem des Kohlendioxyds. Da der Abbau der komplizierten organischen Verbindungen durch Oxydation zu einfachen unorganischen Stoffen wie Kohlendioxyd und Wasser „Energie" frei macht, was sich unter günstigen Beobachtungsverhältnissen, z. B. bei höheren Tieren, leicht an der Temperaturerhöhung erkennen läßt, so ermöglicht der Atmungsvorgang der Zelle, Arbeit zu leisten, wie sie sich etwa in den geschilderten Bewegungen zu erkennen gibt.

Wenn die Atmung auf eine Zerstörung organischer Verbindungen des Zellkörpers hinausläuft, so bedarf es einer anderen Tätigkeit, um das Zerstörte zu ersetzen. Dieser Vorgang ist die Ernährung. Sie geht bei der Amöbe so vor sich, daß geeignete Nahrungskörper, wie Algenzellen oder Bakterien, vom kriechenden Protoplasma umflossen werden (Abb. $7d_{1-4}$). Bald sieht man, wie um die aufgenommene Nahrung herum sich eine offenbar vom Protoplasma ausgeschiedene Flüssigkeit ansammelt, die sich als ein Verdauungssaft erweist, wie aus der Verfärbung, dem Zerfall und der teilweisen Auflösung des Nahrungskörpers hervorgeht. So werden dem Protoplasma als Ersatz für das Verbrauchte von neuem Stoffe zugeführt, während Unbrauchbares, Unverdauliches an beliebigen Stellen der Körperoberfläche wieder ausgestoßen wird. Die Eingliederung des Aufgenommenen in das Protoplasma erfordert zweifellos mancherlei Umwandlungen der an und für sich ja „körperfremden" Stoffe. Die Gesamtheit dieser Aufbauvorgänge nennt man die „Assimilation", d. h. die Aneignung der Nähr-

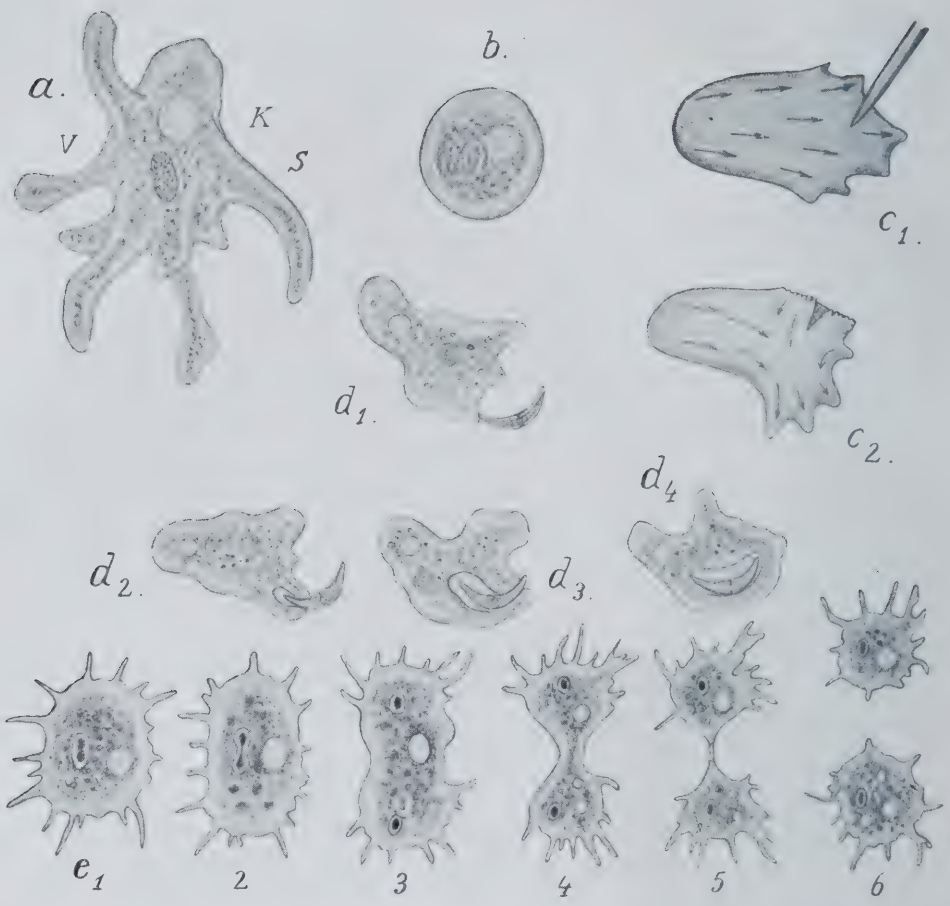


Abb. 7. Aus dem Leben einer Amöbe. a. Amöbe mit Scheinfüßchen (s), Vakuole (v) und Kern (K); b. ruhende, zu einer Kugel zusammengezogene Amöbe; c_{1-2} Reaktion der Amöbe auf einen Nadelstich; d_{1-4} Nahrungsaufnahme der Amöbe; e_{1-6} Fortpflanzung der Amöbe durch Zweiteilung.

stoffe, und man stellt ihr die mit der Atmung verknüpften Abbauvorgänge als „Dissimilation" gegenüber.

Beobachtet man eine Amöbe genauer, so fällt noch eine andere Erscheinung auf, die im Auftauchen, Heranwachsen und plötzlichen Verschwinden eines mit farbloser Flüssigkeit erfüllten Bläschens besteht (Abb. 7a). Die Flüssigkeit ist offenbar der Hauptsache nach Wasser, das vom Protoplasma ausgeschieden wird. Da das Verschwinden des Bläschens jedesmal eine Entleerung nach außen bedeutet, so ergibt sich, daß ein andauernder Wasserstrom, eindringend in die Hautschicht des Protoplasmas, durch das Protoplasma des Tierchens hindurchgeht. Man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß diese Ausscheidung von Wasser dadurch nötig wird, daß das Protoplasma infolge seiner Quellfähigkeit notgedrungen Wassermengen aufnimmt, die schon deshalb wieder ausgeschieden werden müssen, weil ein gewisser normaler Wassergehalt des Protoplasmas nicht überschritten werden kann, ohne das gesetzmäßige chemische Gefüge des Protoplasmas zu

stören. Gleichzeitig aber mag die Wasseraufnahme auch noch positive Bedeutung haben, indem der im Wasser gelöste Sauerstoff der Atmung, gelöste Salze aber vielleicht der Ernährung dienen. Daß das ausgeschiedene Wasser dann gleichzeitig zur Abfuhr von Dissimilationsprodukten dient, ist gleichsam eine logische Folgerung aus dem Vorigen. Und so erscheint dann das Bläschen, die sogenannte „pulsierende Vakuole", als ein im Dienste der Ausscheidung oder Exkretion stehendes Organ.

Dissimilation, Nahrungsaufnahme, Assimilation und Exkretion sind Vorgänge, die zu einem andauernden Wechsel im chemischen Aufbau des Protoplasmas führen. Fortgesetzt werden Molekeln und Molekelgruppen aus dem Gefüge der Lebenssubstanz herausgelöst, abgebaut und in Gestalt einfacherer Stoffe ausgeschieden, während die der Nahrung entnommenen Ersatzmoleküle von neuem eingebaut werden. Und so ergibt sich als eines der wesentlichsten Merkmale des Lebens ein dauernder „Stoffwechsel" des Protoplasmas. Mit diesem Ausdrucke wollen wir die vier besprochenen Vorgänge von nun an zusammenfassen.

Zur aktiven Bewegung und zum Stoffwechsel kommt als weitere grundlegende Lebenserscheinung die Fortpflanzung hinzu. Wir sahen, daß schon der treffliche Rösel von Rosenhof sie an unseren Amöben — wenigstens im groben — beobachtet hat. Was er noch nicht sehen konnte, das war der Zellkern und sein Verhalten. Heute wissen wir, daß der Durchschnürung des Amöbenkörpers in zwei Teile die Teilung des Zellkerns, und zwar unter ganz besonderen Formalitäten, von denen später die Rede sein soll, vorhergeht, so daß die Teilung der freilebenden Amöbenzelle sich in nichts wesentlich von der Teilung einer Pflanzenzelle unterscheidet (Abb. $7e_{1-6}$). — Als notwendige Ergänzung tritt zur Fortpflanzung schließlich noch das Wachstum hinzu. Ermöglicht wird es durch eine über das Maß der Dissimilation hinausgehende Assimilation, also durch eine Art Überernährung. Notwendig aber wird es durch die Halbierung der Körpersubstanz der Mutterzelle bei der Teilung, die für die beiden Teilprodukte nur die halbe Körpergröße ermöglichen würde. Auch was wir beim vielzelligen Organismus als Wachstum bezeichnen, beruht in letzter Linie auf einer Selbstergänzung der durch Teilung vermehrten, aber verkleinerten Zellen bis zur Erreichung einer gewissen Normalgröße.

Wir haben die Lebenserscheinungen der Amöbe, als Beispiel einer freilebenden Zelle, nicht um ihrer selbst willen betrachtet, sondern um der Antwort auf die Frage nach dem Wesen des Lebens näherzukommen, und wir haben bis jetzt die Fähigkeit der Bewegung, der Reizbarkeit, des Stoffwechsels, der Fortpflanzung durch Teilung sowie des Wachstums als Merkmale des lebenden Zellkörpers bzw. des Protoplasmas erkannt. Was wir damit gefunden haben, läßt sich aber ohne weiteres auch auf die vielzelligen Organismen übertragen; auch bei ihnen erkennen wir das Leben an den aufgezählten Merkmalen, wenn auch in manchen Fällen das eine oder andere dieser Merkmale sich dem Auge des naiven Naturbeobachters mehr entzieht, wie z. B. Bewegung und Reizbarkeit bei der Pflanze. Was die Fortpflanzung betrifft, so haben die Vielzeller neben der auch bei ihnen noch vorkommenden Teilbarkeit (bei gewissen Würmern, Sprossung bei vielen anderen niederen Tieren) eine besondere Methode entwickelt, indem sie bei der Erzeugung der Keimzellen auf die Einzelzelle zurückgehen. Hier tritt nun eine weitere Fähigkeit des Lebewesens hervor, nämlich die Vererbung der Eigenschaften von einer Generation

auf die andere. Bei der Fortpflanzung der Einzelligen durch einfache Zellteilung erscheint es selbstverständlich, daß die beiden Teilzellen in ihren Eigenschaften, von der Größe zunächst abgesehen, im allgemeinen der Mutterzelle gleichen; die Vererbung ist hier gleichsam unmittelbare Folge der Fortpflanzungsart. Daß aber die Keimzelle eines vielzelligen Tieres oder einer vielzelligen Pflanze die Fähigkeit besitzt, aus sich einen Organismus mit gleichen Eigenschaften, wie sie der Elterorganismus hat, hervorgehen zu lassen, daß also die „Anlagen" zu den elterlichen Eigenschaften in ihr schlummern, das bedarf als ein ganz hervorstechendes Merkmal der Lebewesen einer besonderen Hervorhebung. Und ebenso charakteristisch ist das Mittel, durch das nun die Entfaltung der vererbten Anlagen bewirkt wird, die „Entwicklung". Also auch das ist ein Merkmal der Lebewesen, daß aus einem einfach erscheinenden Ausgangsstadium durch das Mittel der Zellteilung die zum Teil überaus verwickelten Gestaltungsverhältnisse der Tiere und Pflanzen entstehen. Endlich ist auch noch die Verknüpfung aller Lebensvorgänge miteinander hervorzuheben, die zur Folge hat, daß diese Vorgänge sich gegenseitig beeinflussen und regeln können. Wir wollen dafür den Ausdruck „Selbstregelung" der Lebenserscheinungen wählen. Es könnte naheliegen, dieser Fähigkeit einen psychischen Sinn unterzulegen. Immerhin können wir sie uns zunächst auch als reinen Mechanismus vorstellen. Es wird sich Gelegenheit finden, auf die Frage: „Mechanismus oder Vitalismus?" noch zurückzukommen.

C. Künstliche Nachahmung von Lebenserscheinungen.

Wollen wir uns nach dieser Zusammenstellung der Lebenserscheinungen den Unterschied zwischen einem „Organismus" und einem „Anorganismus", d. h. einem nicht eigentlich lebenden Naturgebilde recht verdeutlichen, so wird uns die Betrachtung der von einer Reihe von Forschern hergestellten sogenannten „künstlichen Lebewesen" und „künstlichen Zellen" nützen können. Schon seit längerer Zeit sind chemische Vorgänge bekannt, bei denen unter gewissen Umständen Bildungen auftreten, die gewisse Analogien mit wachsenden Pflanzen erkennen lassen. Bringt man z. B. in eine nicht zu stark verdünnte Wasserglaslösung (1 Teil käufliche Wasserglaslösung und 3—4 Teile Wasser) einen kleinen Kristall von schwefelsaurem Mangan oder ein Stückchen Chlorkalzium, so sieht man bald von den am Boden des Reagenzglases liegenden Körperchen fadenförmige, hier und da sich verzweigende Gebilde emporwachsen, die etwa an Algenfäden erinnern (Abb. 8).

Ohne einstweilen den Wert oder Unwert solcher künstlichen Nachahmung einzelner Lebensvorgänge weiter zu erörtern, wollen wir noch ein paar andere, den Untersuchungen von L. Rhumbler entnommene Beispiele betrachten. Rhumbler versuchte unter anderem die Lebenserscheinungen der Amöben nachzuahmen, wie es vor ihm schon Bütschli und Quincke getan hatten. Der Biologe Bütschli hatte Tropfen von mit Pottasche verriebenem Olivenöl in Wasser eingetragen und hatte nun beobachtet, daß diese Tropfen mehrere Tage lang mit amöbenähnlichen Bewegungen umherkriechen konnten, indem sie bald hierhin, bald dorthin Fortsätze in der Art der Amöbenpseudopodien ausstreckten. Er führte diese Erscheinung,

ebenso wie der Physiker Quincke, auf örtliche Veränderungen ihrer Oberflächenspannung zurück, die sich, wie wir heute wissen, durch Wärme, elektrische Ströme, durch gelöste chemische Substanzen und durch Berührung mit Fremdkörpern beeinflussen läßt. Die Übereinstimmung mit dem Verhalten der Amöben ist nun tatsächlich überraschend, denn auch diese werden von den genannten Agenzien in ganz entsprechender Weise beeinflußt. Läßt man gewisse gelöste Stoffe einseitig auf die Zelle wirken, so rufen sie entweder Pseudopodienbildung nach der Stoffquelle hin oder von der Stoffquelle fort und dementsprechende Kriechbewegungen hervor, und in ähnlicher Weise wirken Temperaturdifferenzen und elektrische Ströme

Abb. 8. Sogenannte „künstliche Pflanzen".

auf die Tiere ein, entweder anlockend oder abstoßend, Erscheinungen, die man wohl nach Analogie gewisser Pflanzenbewegungen als positiven und negativen „Tropismus" bezeichnet hat (Chemotropismus, Thermotropismus usw.). Es macht in der Tat den Eindruck, als ob diese Bewegungen sich wohl auf die physikalischen Oberflächenspannungsgesetze zurückführen lassen. Rhumbler ist nun mit seinen Untersuchungen noch einige interessante Schritte weitergegangen, indem er auch die Nahrungsaufnahme der Amöben durch Beobachtung des Verhaltens seiner Flüssigkeitstropfen gegenüber kleineren Fremdkörpern zu erklären versuchte. Er hat für die Berührung von Flüssigkeiten mit Fremdkörpern ein Gesetz aufgestellt, das er „Importgesetz" nennt, und das folgendermaßen lautet: „Trifft ein Fremdkörper mit der Grenzfläche zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten zusammen, so wird er von derjenigen Flüssigkeit umflossen („importiert"), zu der er die größere Adhäsion hat." Ist der Fremdkörper schwer, so bewegt sich die adhärierende Flüssigkeit zu ihm hin und umgibt ihn; ist er dagegen leicht, die Flüssigkeit aber weniger

beweglich, so zieht die Flüssigkeit den Körper in sich hinein. Rhumbler bedient sich z. B. eines in Wasser liegenden Chloroformtropfens (Abb. 9) und nähert ihm ein kurzes Glasfädchen, das mit einer dünnen Schellackschicht überzogen ist. Alsbald wird das Glasfädchen aufgenommen, und damit ist die Aufnahme einer Diatomee seitens einer Amöbe sehr hübsch nachgeahmt. Die sinnreiche Versuchsanordnung führt aber noch zu einer besonderen Überraschung. Das Chloroform nämlich löst die Schellackschicht in kurzer Zeit auf, und nun wird der Glasfaden wie ein unverdaulicher Nahrungsrest — etwa der Kieselpanzer der Diatomee — wieder ausgestoßen, offenbar deshalb, weil jetzt seine Adhäsion zum Wasser größer ist, als zum Chloroform. Derselbe Forscher benutzte zu seinen Versuchen auch einen

Abb. 9. Chloroformtropfen, der einen überschellackten Glasfaden frißt, den Schellack auflöst und den Glasfaden wieder ausstößt (nach Rhumbler).

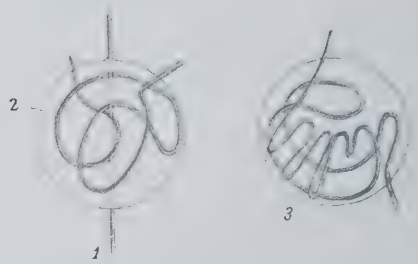


Abb. 10. Ein Chloroformtropfen, der dasselbe mit einem Schellackfaden tut. 1. Ursprüngliche Lage des Fadens, 2, 3 aufgewickelter Faden (nach Rhumbler).

längeren, sehr feinen Schellackfaden. Sobald dieser mit dem Chloroformtropfen in Berührung kam, wurde er aufgenommen und im Innern des Tropfens zu einem Knäuel aufgerollt (Abb. 10). In ganz ähnlicher Weise wickelt auch Amoeba verrucosa feine Algenfäden (Oszillarien) von etwa 20facher Länge ihres eigenen Körpers in ihrem Innern auf, um sie zu verdauen (Abb. 11). Rhumbler hat auch den Gehäusebau gewisser den Amöben nahestehender „Kammertierchen" (Thalamophoren) der physikalischen Erklärung unterworfen. Die Arten der Gattung Difflugia (Abb. 12) nehmen in ihren amöbenartigen Körper unverdauliche Fremdkörper, wie Sandkörnchen, auf, um daraus an ihrer Körperoberfläche ein schützendes Gehäuse zu formen. Es gelang nun unserem Forscher, eine ganz ähnliche Tätigkeit an seinen Chloroformtropfen zu beobachten. Er verrieb Chloroform mit Splittern dünnen Glases und brachte Tropfen davon in Wasser. Dann ordneten sich die Glassplitter an der Oberfläche des Tropfens zu einer Hülle, die gewissen Euglypha-Schalen sehr ähnlich sieht. Ein anderes Verfahren Rhumblers war das folgende. Er übergoß in einer Schale einige Quecksilbertröpfchen mit wenig Wasser und trug so viel kristallisierte Chromsäure ein, wie zur Erzeugung einer fünfprozentigen Lösung nötig ist. Die Tröpfchen bedeckten sich nun mit einer kristallinischen Kruste, gaben unter dem Drucke der Kruste ihre Kugelgestalt mehr oder weniger auf, und das Ergebnis waren Formen von verhältnismäßig festen Gehäusen, wie wir sie an den einkammerigen Thalamophoren tatsächlich ganz ähnlich beobachten.

Untersuchungen, wie die soeben an wenigen Beispielen erläuterten, haben uns in der Auffassung der Lebenserscheinungen ein gutes Stück vorwärts gebracht. Sie haben durch ihre physikalisch-chemischen Analogieversuche gezeigt, welche physikalischen und chemischen Vorgänge wir bei der Analyse der Lebenserscheinungen möglicherweise als Elementarvorgänge benutzen können. Sie stehen zu der Beobachtung und Analyse der Vorgänge am lebenden Wesen etwa in demselben Verhältnisse wie die chemische Synthese zur chemischen Analyse. Und wie die Zusammenarbeit von Analyse und Synthese auf dem Gebiete der Chemie die größten Errungenschaften gezeitigt hat, so ist auch von der Zusammenarbeit der „analytischen und synthetischen Biologie" noch manches zu erhoffen. Nur eines soll man dabei nicht

Abb. 11. Aufrollung eines Algenfadens durch eine Amöbe.

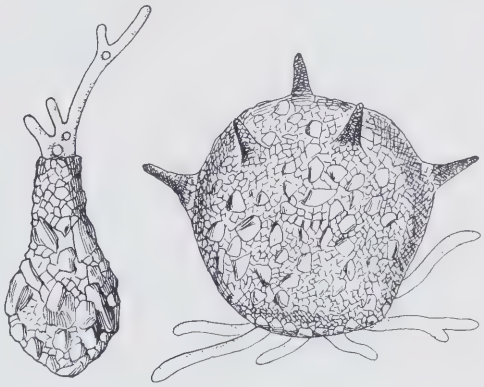


Abb. 12. Zwei Difflugia-Arten mit ausgestreckten Pseudopodien (nach Hayden).

vergessen: was diese geistreich erdachten Versuche uns zeigen, sind letzten Endes nur Analogien; was wir beobachten, sind nur Teilerscheinungen, welche weit entfernt davon sind, uns das Leben als solches zu enthüllen. Immerhin zeigen sie uns — so viel kann man schon heute sagen — den Weg, wie man vom komplizierten Lebensgeschehen einen physikalisch-chemischen Faktor nach dem andern gleichsam ablösen kann, um schließlich einmal der Frage gegenüberzustehen, ob der verbleibende Kern nun auch nur noch solch ein „mechanistischer" Faktor ist, oder ob nicht nach beendeter Analyse ein mechanistisch *nicht* erklärbarer Rest bleibt, für den ein besonderes *Lebensgeschehen* (vitalistisches Geschehen) angenommen werden muß.

D. Die Chemie des Protoplasmas.

Ein *Bild* des Lebens ist, wie wir schon sagten, nur zu gewinnen durch Verschmelzung dessen, was uns die Forschung über die stofflichen Grundlagen einerseits und die Vorgänge an ihnen auf der anderen Seite lehrt. Und das war der Grund, weshalb wir von der Entdeckung der Zelle als Lebensgrundlage sofort übergingen zu einer Analyse der Vorgänge an der lebenden Zelle. Nachdem wir uns so ein *vorläufiges* Bild geschaffen haben, ist es an der Zeit, es durch eine genauere Untersuchung der stofflichen Grundlagen zu vertiefen. Der Chemiker,

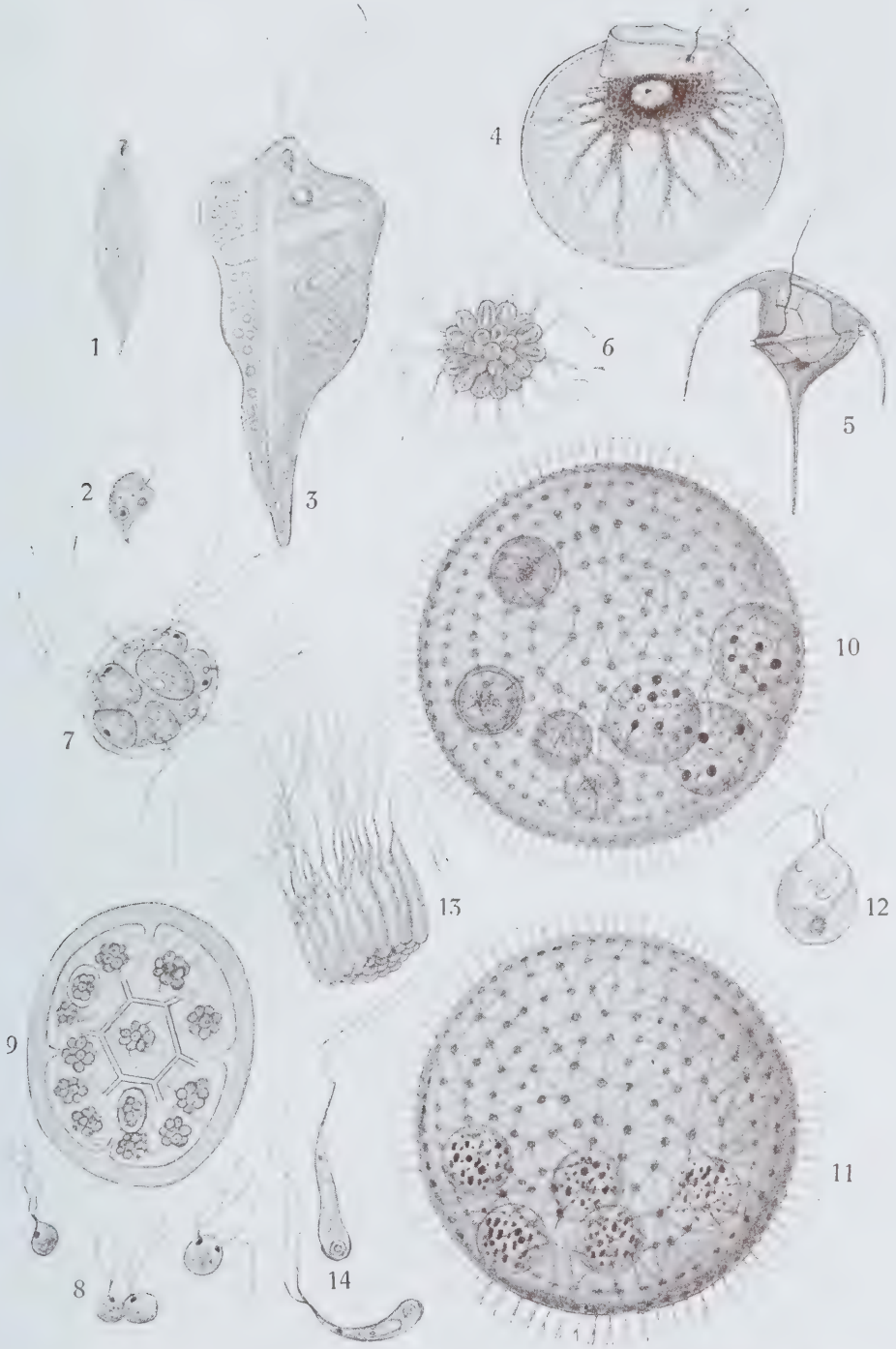
der Physiker und der Biologe mit seinen mikroskopischen Methoden müssen dabei zu Worte kommen.

Geben wir dem Chemiker ein gewisses Quantum Protoplasma zur Untersuchung, so kann er unsere Frage nach der Zusammensetzung der Lebenssubstanz auf zweierlei Art beantworten. Er kann sich daran machen, sein Untersuchungsmaterial völlig bis auf die Elemente abzubauen, und er wird dann finden, daß eine grundlegende Rolle die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff spielen, denn diese Elemente findet er in jedem lebendigen Wesen. Dazu kommen fast immer noch Schwefel, Chlor und Phosphor, aber schon in erheblich kleineren Mengen, und endlich Metalle, wie Natrium, Kalium, Kalzium, Magnesium, Eisen, Mangan.

Die zweite Antwort findet der Chemiker, wenn er nicht bis auf die Elemente zurückgeht, sondern wenn er die Verbindungen feststellt, aus denen das Protoplasma aufgebaut ist. Es ergeben sich dann außer dem Wasser drei Hauptgruppen von Stoffen: Eiweißstoffe, fettartige Stoffe und Salze. Die ebenfalls bei solchen Analysen anzutreffenden Kohlehydrate können wir außer Betracht lassen, weil sie lediglich Stoffwechselprodukte und Reservestoffe, nicht aber Bauelemente des lebenden Protoplasmas sind. Auch die Eiweißstoffe, in der Form, wie sie der Chemiker bei seiner Untersuchung findet, dürfen wir allerdings nicht so ohne weiteres als Bestandteile des lebenden Protoplasmas ansehen, denn wir wissen nicht, ob sie nicht im Momente des Protoplasma-Todes erhebliche Umsetzungen erfahren.

Was das Wasser betrifft, so durchtränkt es alle Teile der Zelle und macht in den lebenden Zellgeweben 60—90% des Gesamtgewichtes aus. Schon an dieser bedeutenden Menge erkennt man die wichtige Rolle, die das Wasser bei den Lebensvorgängen spielt. — In der „Trockensubstanz" des Protoplasmas stehen sodann der Menge nach die Eiweißstoffe an erster Stelle. Sie setzen sich vor allem aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff zusammen, wozu meistens noch Schwefel und häufig auch Phosphor tritt. Man verteilt sie heute meistens auf zwei Gruppen, die einfachen Eiweiße oder Proteine und die „eiweißähnlichen" Stoffe oder Proteide, letztere entstanden durch Vereinigung der Proteine mit anderen Atomgruppen. Zu den ersteren gehören unter anderem das Vogeleiweiß und das Muskeleiweiß, zu den letzteren das Kasein der Milch, das Hämoglobin der Blutkörperchen, die Schleimstoffe oder Muzine, die Eiweiße des Zellkernes u. a. Alle Eiweißstoffe sind hochverwickelte Verbindungen von riesenhafter Molekulargröße; besitzt doch einer der einfachsten Eiweißkörper, das Albumin des Blutserums, bereits die Formel $C_{450}H_{720}N_{116}S_6O_{140}$ und das Molekulargewicht 10166. Bei chemischer Spaltung durch Fermente, Säuren oder Alkalien liefern die Eiweißstoffe die sogenannten Aminosäuren, die somit als einfachere Bausteine der Eiweißstoffe anzusehen sind. Aminosäuren hat man auch bereits aus noch einfacheren Verbindungen aufbauen können, und da es gelang, eine Anzahl solcher Aminosäuren miteinander zu vereinigen, so ist ein wichtiger Schritt auf dem Wege zur synthetischen Herstellung von Eiweißstoffen getan.

Zur Gruppe der fettähnlichen Stoffe oder Lipoide gehören zunächst die gewöhnlichen Fette, die aber im Protoplasma — ähnlich den Kohlehydraten — wohl der Hauptsache nach nur Stoffwechselprodukte und Reservestoffe darstellen. Außer-



Einzeln lebende Geißelträger (Flagellaten) und Zellkolonien, die von Geißelträgern gebildet sind.

1 Das grüne Augentierchen (Euglena), $^{200}/_{1}$. 2 Oikomonas, ein farbloser Geißelträger, $^{400}/_{1}$. 3 Heteronema, $^{500}/_{1}$, mit gefressenen Diatomeen. 4 Noctiluca, $^{50}/_{1}$, einer der Erreger des Meerleuchtens. 5 Ceratium, $^{150}/_{1}$, ein leuchtender Flagellat. 6 Synura, $^{200}/_{1}$, ein koloniebildender Flagellat. 7 Pandorina, ausgewachsene Kolonie, $^{400}/_{1}$. 8 Einzelne Pandorina-Zellen in Kopulation. 9 Eudorina-Kolonie, in Tochterkolonien zerfallend, $^{200}/_{1}$. 10 Das „Kugeltierchen" Volvox minor, $^{120}/_{1}$, Kolonie mit Eizellen (links) und jungen weiblichen Kolonien (rechts). 11 Volvox minor, ausgewachsene Kolonie mit jungen männlichen Kolonien. 12 Einzelne Zelle einer Volvox-Kolonie, $^{800}/_{1}$. 13 Ein Bündel Samenzellen von Volvox, sehr stark vergrößert. 14 Einzelne Samenzellen von Volvox.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

dem aber rechnet man hierher die sogenannten „Edelfette" oder Phosphatide, die außer den Elementen der gewöhnlichen Fette — Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff — auch noch Stickstoff und Phosphor enthalten. Sie erinnern durch diese Zusammensetzung an die Eiweißstoffe; aber daß sie etwas anderes sind, spricht sich unter anderem schon darin aus, daß sie wie die gewöhnlichen Fette sich in Benzin und Äther lösen. Im Leben der Zelle scheinen sie eine wichtige Rolle zu spielen, so beispielsweise das Lezithin als ein wesentlicher Bestandteil der Nervensubstanz.

Von Salzen, die im Protoplasma vorkommen, ist vor allem das Natriumchlorid zu nennen, sodann Phosphate und Sulfate der Metalle Kalium, Natrium, Kalzium und Magnesium. Teils lassen sie sich aus dem Protoplasma leicht auswaschen, ein Zeichen dafür, daß sie wohl frei im Protoplasma vorhanden sind, teils aber sind sie oder ihre Spaltungsprodukte, die Ionen, mit Eiweißstoffen verbunden, wofür das Eisen des Hämoglobins und das Magnesium des Chlorophylls als Beispiel diene. Im einzelnen sind wir über die Bedeutung der Salze und ihrer Spaltungsprodukte noch wenig unterrichtet; aber so viel steht fest, daß sie für die Lebenserscheinungen unentbehrlich sind.

Neben den so als Baustoffe des Protoplasmas erkannten Verbindungen ist nun aber noch eine überaus wichtige Stoffgruppe zu nennen, die Fermente. Über ihre chemische Zusammensetzung ist wenig Sicheres bekannt, doch scheinen sie den Eiweißstoffen nahezustehen. Was veranlaßt hat, einen besonderen Begriff des „Ferments" aufzustellen, ist auch gar nicht etwa ein ähnlicher chemischer Bau gewesen, sondern die Tatsache ähnlicher von ihnen ausgeübter Wirkungen. Die in keinem Protoplasma fehlenden Fermente sind nämlich imstande, bestimmte chemische Reaktionen hervorzurufen oder zu beschleunigen, so daß bei ihrer Gegenwart meßbare Mengen von Reaktionsprodukten entstehen, die ohne das betreffende Ferment gar nicht oder doch nicht in meßbarer Menge entstanden wären. Dabei wird aber das Ferment — ähnlich den Katalysatoren des praktischen Chemikers — nicht verbraucht, so daß eine beschränkte Menge eines solchen Stoffes zur Bildung großer Mengen von Produkten ausreicht. Als Beispiele seien genannt: die Diastase, welche Stärke verzuckert; das Pepsin des Magensaftes, welches Eiweiß in Pepton verwandelt; die Zymase der Hefezellen, welche Zucker in Alkohol und Kohlendioxyd spaltet. Da man die Diastase beispielsweise aus dem durch Trocknen abgetöteten Malz durch Auflösung herausziehen kann, ebenso das Pepsin aus den Drüsen des Magens, die Zymase aus den Hefezellen, um alsdann mit diesen Lösungen dieselben Wirkungen zu erzielen wie mit den lebenden Zellen, so sind, trotz unserer unvollkommenen Kenntnis der Fermente selbst, die Aufgaben dieser Stoffe recht gut bekannt. Die Zahl der bisher entdeckten Fermente ist bereits sehr groß. Jeder Aufbau und Abbau (Assimilation und Dissimilation) der lebenden Substanz wird von ihnen bewirkt. Allein in den Leberzellen zählt man mehr als ein Dutzend verschiedener Fermente, und es ist kaum zweifelhaft, daß in einer Amöbe deren Zahl nicht geringer sein wird.

Nachdem wir uns einen — wenn auch nur sehr allgemeinen — Überblick über die Bestandteile des Protoplasmas verschafft haben, wollen wir jetzt der Frage nach dem Zustande dieser Stoffe bzw. des ganzen Protoplasmas nähertreten. Da ist zunächst die Frage nach dem Aggregatzustande des Protoplasmas. Man hat

sie lange Zeit dahin beantwortet, daß man annahm, die drei üblichen Aggregatzustände reichten nicht aus, um das Protoplasma ihnen einzuordnen; man müsse vielmehr noch einen besonderen „festweichen" Zustand der organisierten Substanz unterscheiden. In neuerer Zeit hat man festgestellt, daß das Protoplasma das Fehlen der „inneren Elastizität" und der Zusammendrückbarkeit mit den Flüssigkeiten gemeinsam hat, und daß auch die für Flüssigkeiten geltenden Gesetze der Kapillarität und Oberflächenspannung auf das Protoplasma anwendbar sind. Insofern erweist sich das Protoplasma als eine — allerdings zähe — Flüssigkeit. Andererseits zeigt das Protoplasma doch auch eine gewisse Plastizität, wie wir sie etwa vom feuchten Ton kennen; und schließlich sehen wir im Protoplasma mancherlei Gebilde auftreten, die auf den festen Zustand hindeuten, z. B. Protoplasmastrahlen bei der Kernteilung, ferner die später noch eingehend zu behandelnden Chromosomen.

Erheblich höheres Interesse als der Aggregatzustand des Protoplasmas erweckt die Frage nach dem Zerteilungsgrad der Bestandteile des Protoplasmas. Bekanntlich unterscheidet man heute zwei Arten der Zerteilung eines Stoffes: die molekulare und die kolloide Zerteilung. Löst man z. B. Zucker oder Salz in Wasser, so trennen sich die Molekeln dieser Stoffe völlig voneinander, verteilen sich zwischen den Wassermolekeln und es entsteht eine „molekulare Lösung", d. h. eine Lösung mit molekularer Zerteilung des gelösten Stoffes. Beim Salz geht die Zerteilung dann insofern noch weiter, als seine Molekeln zum Teil in noch kleinere Bestandteile, die Jonen, zerfallen. Löst man jedoch Stärke, Leim oder Gelatine in heißem Wasser, so läßt sich aus gewissen Erscheinungen schließen, daß die Molekeln dieser Stoffe zu mehreren vereinigt bleiben und somit größere Teilchen bilden. Die Lösung heißt dann eine kolloide Lösung (von griech. kolle = Leim). In kolloiden Lösungen lassen sich die gelösten Teilchen mittels des „Ultramikroskops" wahrnehmen, die Molekeln dagegen nicht. Bleiben die Teilchen eines festen Stoffes bei seiner Zerteilung so groß, daß man sie noch mit dem gewöhnlichen Mikroskope sehen kann, so spricht man von einer „Aufschwemmung" des Stoffes. Sie pflegen sich beim ruhigen Stehen der Lösung dann bald als Niederschlag am Boden des Gefäßes abzusetzen. Man ist auf den kolloiden Zustand zuerst dadurch aufmerksam geworden, daß man Lösungen fand — z. B. die Lösung der Kieselsäure —, deren gelöste Stoffe nicht durch gewisse Membranen tierischen oder pflanzlichen Ursprungs hindurchwandern konnten, offenbar deswegen, weil ihre Teilchen zu groß für die „Poren" dieser Membranen waren. Wenn wir bisher nur feste Stoffe, wie Zucker, Stärke, Gelatine usw. als Beispiele heranzogen, so geschah das zur Vereinfachung. Daß aber auch Flüssigkeiten sich in anderen Flüssigkeiten zerteilen lassen und daß dann verschiedene Zerteilungsgrade möglich sind, bedarf kaum eines besonderen Nachweises. Alkohol z. B. wird sich im Wasser molekular lösen, Öl dagegen beim Schütteln nur in feine und immer feinere Tröpfchen zerteilen und mit dem Wasser eine sogenannte „Emulsion" bilden.

Der Entdecker des Kolloidzustandes, der englische Forscher Graham, glaubte an einen durchgreifenden Unterschied zwischen Stoffen, welche sich nur molekular lösen, und solchen, welche sich als Kolloid lösen. Er nannte die ersteren wegen ihrer Kristallisierbarkeit „Kristalloide" im Gegensatz zu den, wie er meinte, nicht kristal-

lisierbaren Kolloiden. Heute wissen wir, daß ein Stoff, der, wie z. B. Kochsalz, nach dieser Einteilung den Kristalloiden zuzurechnen wäre, unter Umständen auch als Kolloid gelöst sein kann, während ein so typisches Kolloid, wie das Albumin (Eiweiß), sehr wohl kristallisierbar ist. Dazu kommt, daß im Ultramikroskop die Teilchen vieler kolloider Lösungen sich als kristallinisch erwiesen. Wenn nun auch die Grahamsche Auffassung, daß es sich hier gleichsam um zwei Welten der Materie handelt, heute nicht mehr gelten kann, so hat sich doch ein anderer Gegensatz ähnlicher Art herausgestellt, daß nämlich der kolloide Zustand in der Substanz des lebenden Protoplasmas der herrschende ist, während die molekulare Zerteilung oder der kristalloide Zustand mehr ein Merkmal des Unorganischen darstellt. Damit ist nicht gesagt, daß die molekular zerteilten Stoffe (Kristalloide) in den Lebewesen fehlen, im Gegenteil: sie spielen auch dort eine wichtige Rolle. Aber alle lebende Substanz ist tatsächlich der Hauptsache nach aus Kolloiden aufgebaut. An erster Stelle sind hier die Eiweißstoffe und die Lipoide zu nennen, daneben die höheren Kohlehydrate, wie Zellulose, Stärke, Glykogen, Gummi, Dextrin usw. Welchen Sinn aber mag diese beherrschende Rolle der Kolloide in den Lebewesen haben? Es scheint, als ob die Quellbarkeit es ist, die den Kolloiden gleichsam einen Vorrang verschafft hat. Legen wir ein Stück Leim in Wasser, so quillt es auf, indem es Wasser aufnimmt, und erst von einer gewissen Temperatur an beginnt es zu schmelzen und langsam durch zahllose Zwischenstufen hindurch aus dem festen Zustand in den flüssigen überzugehen. Ganz anders verhält sich ja ein Kristall, wenn er sich in Wasser löst: er gibt Substanz von seiner Oberfläche an das Wasser ab, aber selbst nimmt er das Lösungsmittel nicht auf. Der Leim liefert uns insofern ein besonders bemerkenswertes Beispiel der Quellbarkeit, als er erst von einer gewissen Temperatur ab unbegrenzt quellbar ist, d. h. zerfließt. Unterhalb derselben nimmt er dagegen nur begrenzte Mengen von Wasser auf und behält seine Form bei. Umgekehrt verhält sich das Vogeleiweiß: bei niederer Temperatur nimmt es beliebige Wassermengen auf, bei höherer Temperatur „gerinnt" es und wird begrenzt quellbar. Zweifellos ist nun die Quellbarkeit, also die Fähigkeit der Wasseraufnahme, angesichts der großen Bedeutung des Wassers für den Stoffumsatz eine Eigenschaft, die den Bedürfnissen der Lebensvorgänge sehr entgegenkommt. Aber das Leben ist, wie B. Lidforß treffend hervorhebt, „nicht nur Stoff- und Kraftwechsel, sondern auch Gestalt, beharrende Gestalt". Es kommt also für den Organismus darauf an, „Gebilde zu schaffen, in denen ein reger Stoffwechsel bei Erhaltung der räumlichen Form stattfinden kann". Diesen Forderungen genügen aber die Kolloide in hohem Grade. Durchmustern wir verschiedene Zellen, wie etwa eine Amöbe, eine Zelle einer höheren Pflanze, ein Infusor, eine Muskelfaser, so sehen wir ja, wie das im wesentlichen „flüssig" erscheinende Protoplasma schon bei der Amöbe einen Körper von größerer Formbeständigkeit, den Zellkern, gebildet hat. Bei der grünen Zelle der höheren Pflanze sind außerdem zahlreiche chlorophyllhaltige Körperchen von ähnlicher physikalischer Beschaffenheit hinzugekommen. Beim Infusor hat sich eine äußere festere Protoplasmaschicht ausgebildet, die im Vergleich mit der Amöbe eine relative Formbeständigkeit der ganzen Zelle ermöglicht, und die quergestreifte Muskelfaser stellt ein kompliziertes System verschiedener gequollener Proteine, Proteide und Lipoide

dar. Der Zellkern gar hat sich nicht als das etwas festere Protoplasmaklümpchen erwiesen, als das er zuerst erschien, sondern heute wissen wir, daß er selbst noch wieder einen komplizierten Aufbau aus deutlich unterscheidbaren Bestandteilen besitzt, von denen hier nur die Chromatinkörner genannt seien, die bei der Zellteilung uns zu „Chromosomen" vereinigt entgegentreten. So wird „Organisation" und „Arbeitsteilung" schon innerhalb der Zelle ermöglicht durch den Kolloidzustand der organischen Substanz, und doch ist die den echten Lösungen zukommende chemische Reaktionsfähigkeit nicht unterbunden. Wechselnder Stoff und dennoch: beharrende Gestalt! Diesen scheinbaren Widerspruch überbrücken die Kolloide.

E. Die Struktur des Protoplasmas.

Doch wir haben mit unseren Bemerkungen über die zunehmende Kompliziertheit des Zellenbaues unseren späteren Betrachtungen vorgegriffen und müssen uns nun nach Schilderung der chemischen und physikalischen Eigenschaften noch mit der Struktur des Protoplasmas bekannt machen. Betrachten wir eine kriechende Amöbe bei nicht zu schwacher Vergrößerung, so erkennen wir im Innern zahlreiche Körnchen in strömender Bewegung, während eine Oberflächenschicht des Protoplasmas, besonders aber die Enden der Scheinfüßchen aus einer durchscheinenden, körnchenfreien und scheinbar strukturlosen Substanz bestehen. Da das Protoplasma gut genährter Amöben trüb und körnchenreich ist, dagegen bei hungernden Tieren durchsichtig wird, sind die Körnchen offenbar nur als mit dem Stoffwechsel verknüpfte Einschlüsse des Protoplasmas anzusehen. Das Protoplasma selbst erscheint auch bei starken Vergrößerungen strukturlos. Dagegen hat man bei den schon früher erwähnten Kammertierchen, die den Amöben verwandt sind, eine eigentümliche, netzförmig erscheinende Struktur gefunden (Abb. 13), die sich schließlich — besonders bei Anwendung der stark ausgebildeten neueren Färbmethoden — als weiter verbreitet erwiesen hat. Es ist O. Bütschli gelungen, ähnliche Bilder dadurch zu erzeugen, daß er Öl mit Pottasche oder Rohrzucker fein verrieb. Brachte er Tröpfchen davon in Wasser, so bildete sich eine feinschaumige Struktur aus, bestehend aus winzigsten Tröpfchen von Pottasche — oder Rohrzuckerlösung, die durch feine Ölscheidewände getrennt sind — (Abb. 13d). Diese Struktur hat Bütschli „Wabenstruktur" genannt, und auf Grund dieser und anderer Versuche ist er zu der Überzeugung gekommen, daß die scheinbare Netzstruktur des Protoplasmas tatsächlich auf einem wabigen Bau beruht.

Aber über diese auf direkte Beobachtungen begründeten Annahmen hinaus hat man auch noch unsichtbare, unseren heutigen optischen Hilfsmitteln unzugängliche Strukturen angenommen. Hierher gehört die Mizellenhypothese des Botanikers Nägeli. Er nimmt an, daß, wie Atome zu Molekeln zusammentreten, auch die Molekeln in wechselnder Zahl sich zu höheren Einheiten, den „Mizellen", vereinigen. Aus ihnen soll sich dann Protoplasma, Zellkern usw. aufbauen. Wegen der Doppelbrechung, die man an vielen Zellbestandteilen bei der Untersuchung im polarisierten Lichte beobachtet, schreibt Nägeli den Mizellen einen kristallinischen Bau zu. Die Quellbarkeit der organisierten Substanz soll sich durch das Eindringen

von Wasser zwischen die Mizellen erklären. Letzten Endes sind die Mizellen wohl der Hauptsache nach identisch mit den Kolloidteilchen, von denen wir schon Kenntnis nahmen. Einen anderen Gedankengang hat Wiesner eingeschlagen. Er geht von der Tatsache aus, daß im Leben der Organismen der Teilungsvorgang eine bedeutsame Rolle spielt, so bei der Neubildung von Zellkernen und Chlorophyllkörpern, und er kommt zu der Folgerung, „daß das Protoplasma noch andere teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja, daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe". Da aber der Teilbarkeit schließlich eine Grenze gesetzt sein muß, nimmt er „letzte lebende Teilkörper" der Zelle an,

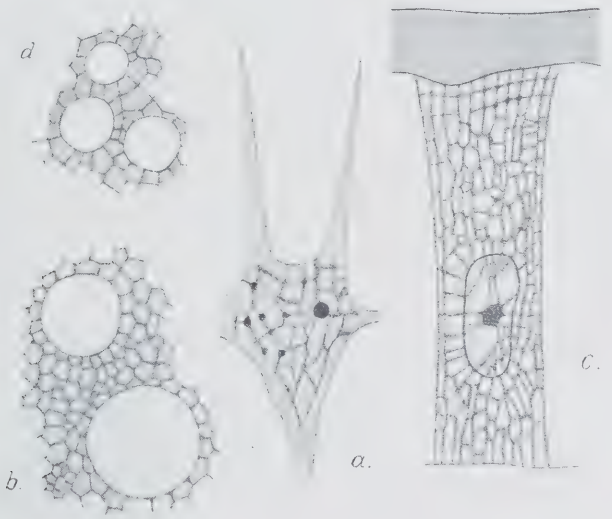


Abb. 13. Wabenstruktur des Protoplasmas.
a. bei einem Kammertierchen (Foraminifer), b. bei einem Strahltierchen (Radiolar), c. in einer Hautzelle des Regenwurms, d. Schaum aus Olivenöl und Rohrzucker (n. Bütschli).

denen er den Namen Plasome gibt, und welche er als die „wahren Elementarorgane der Lebewesen" betrachtet. Auch andere Forscher (Darwin, Spencer, de Vries, Weismann, Roux, Verworn) sind zur Annahme ähnlicher Lebenseinheiten geführt worden, besonders im Zusammenhange mit der Erklärung der Vererbungserscheinungen, und vielfach hat man wohl an diese mit den verschiedensten Namen bezeichneten Einheiten (Gemmulae, Pangene, Biophoren, Bioblasten) die Hoffnung geknüpft, ihre Einführung möchte für die Entwicklung der biologischen Forschung von ähnlicher anregender Bedeutung werden, wie die Lehre von den Atomen und Molekeln es für die Chemie geworden ist. Tatsächlich haben jedoch alle diese Gedankengänge enttäuscht. Der Grund dafür ist jedenfalls darin zu suchen, daß man eigentlich nichts anderes getan hat, als die zu erklärenden Eigenschaften der organisierten Substanz auf die angenommenen Lebenseinheiten zu übertragen, also mit anderen Worten: die erklärungsbedürftigen Vorgänge aus dem Wahrnehmbaren in das Reich des Unsichtbaren zu verlegen. Daß damit für das Verständnis der betreffenden Erscheinungen nichts gewonnen wird, bedarf keines Beweises.

F. Der Bau des Zellkerns und die Kernteilung.

So wenig befriedigend die Ergebnisse der Spekulationen über den unsichtbaren Feinbau der organisierten Substanz geblieben sind, so erfreulich ist die Entwicklung unserer Kenntnisse vom mikroskopischen Bau der Zelle. Insbesondere beim Zellkern hat die neuere mikroskopische Technik uns überraschende Einblicke in seinen Bau verschafft. Das erste Gebilde, das schon bald nach der Entdeckung des Kernes in ihm bemerkt wurde, war das Kernkörperchen (Nucleolus), das entweder in der Einzahl oder auch zu mehreren auftritt. Weiter in seinen Bau eingedrungen ist man aber erst nach Ausbildung der neueren Färbemethoden. Die Erfolge dieser Methoden beruhen hauptsächlich darauf, daß die verschiedenen Bestandteile des Tier- und Pflanzenkörpers zu den Farbstoffen, mit denen man die Zellen und Gewebe zu färben versuchte, eine sehr verschiedene Anziehungskraft besitzen. So lernte man sehr bald auch Farbstoffe kennen, welche sich besonders zum Färben und Sichtbarmachen der Zellkerne eigneten, wie z. B. das Karmin und Hämatoxylin. Mit der Einführung solcher Methoden war allerdings auch eine sehr bedeutende Fehlerquelle verbunden. Nur in seltenen Fällen nämlich ist es möglich, die lebenden Zellen zu färben. In der Regel muß das zu untersuchende Material zunächst abgetötet und, so gut es geht, „fixiert", d. h. gegen nachträgliche Veränderungen geschützt werden. Näher kann auf die zu diesem Zwecke ausgebildete und sehr fein durchgearbeitete Methodik hier nicht eingegangen werden. Es ist nun aber der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, daß trotz aller Sorgfalt durch die angewandten Mittel an den Geweben und Zellen Veränderungen hervorgerufen und Strukturen vorgetäuscht werden, die am lebenden Objekte nicht vorhanden waren. Im Laufe der Forschung sind denn auch solche „Kunstprodukte" des öfteren aufgedeckt worden. Dennoch sind gewisse Dinge, die sich bei abgeänderten Methoden immer wieder dem Auge in der gleichen Art dargeboten haben, als durchaus sichergestellt zu betrachten, um so mehr, als das eine oder andere schließlich auch am lebenden und nicht mit chemischen Reagenzien behandelten Objekte bestätigt werden konnte. Das Ergebnis der angedeuteten Färbemethoden ist nun, daß im Kerne zunächst stark färbbare Körperchen, deren Substanz man mit dem Namen „Chromatin" bezeichnet hat (Abb. 14), von weniger gut färbbaren Stoffen zu unterscheiden sind. Den ersteren ähnelt in seinem Verhalten gegen Farbstoffe auch das schon erwähnte Kernkörperchen, das also in künstlich gefärbten Zellkernen besonders deutlich hervortritt. Die Chromatinkörperchen sind eingebettet in ein Netzwerk von Fäden, die sich wenig oder gar nicht färben lassen und deren Substanz man „Achromatin" oder „Linin" genannt hat. Die Zwischenräume endlich sind von einer Flüssigkeit, dem „Kernsaft" ausgefüllt. Bemerkenswert ist, daß das Chromatin nur dem Kerne zukommt, dagegen dem Protoplasma fehlt, abgesehen vielleicht von den schon früher erwähnten Beispielen kernloser Zellen, von denen noch wieder die Rede sein soll. Ist der Kernsaft besonders reichlich vorhanden, so kann der Kern mit seinem zarten Häutchen das Aussehen eines Bläschens annehmen. In der Tat führt er in den unreifen Eizellen seit langem den Namen „Keimbläschen" (Abb. 15).

Die wichtigsten Einblicke in den Bau der Zellkerns hat man bei Beobachtung seiner Teilung gewonnen, wie sie der Zellteilung voraufgeht. Den älteren Forschern erschien die Kernteilung als eine einfache Durchschnürung des Kernes; heute wissen wir aber, daß diese Art der Teilung verhältnismäßig selten ist. Man beobachtet sie beispielsweise an den Lymphzellen („weißen Blutkörperchen") des Frosches

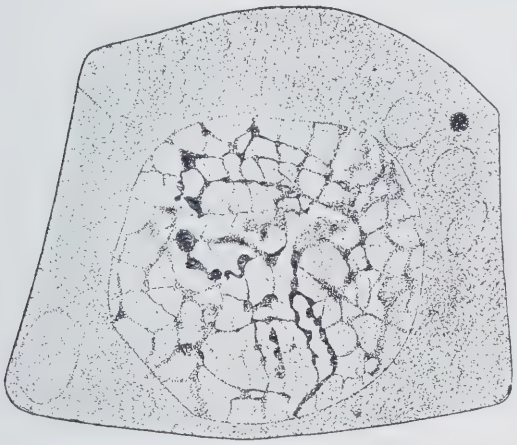


Abb. 14. Zelle aus der Wurzelspitze von Vicia Faba (n. Lundegardh).

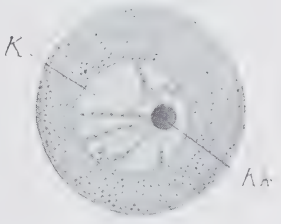


Abb. 15. Unreifes Ei. K Kern, Kk Kernkörperchen.

(Abb. 16). Die gewöhnliche Art der Kernteilung ist dagegen ein weit verwickelterer Vorgang; man hat ihn „indirekte Kernteilung" oder „Mitose" (auch wohl „Karyokinese") genannt. Die Erscheinungen der Mitose sind bei Tieren und Pflanzen, ja selbst bei vielen einzelligen Organismen, einander sehr ähnlich. Im ruhenden Kern (Abb. 17, 1) ist das Chromatin in Gestalt winziger Körnchen durch den ganzen Zellkern verteilt, eingebettet in das schon erwähnte Liningerüst. Außerdem bemerken wir das ebenfalls leicht färbbare Kernkörperchen (nl). Schreitet der Kern zur Teilung, so beginnen die Gerüstfäden sich zu verkürzen, stellenweise zu verdicken (2, 3) und in eine bestimmte Anzahl von Teilen zu zerfallen (4, 5, 6), die man „Chromosomen" nennt und welche nunmehr das Chromatin des Kernes enthalten. An ihnen vollzieht sich jetzt ein überaus wichtiger Vorgang, die Längsspaltung (6, 7). Mittlerweile hat sich an den beiden Enden des etwas in die Länge gestreckten Kernes Zellprotoplasma (8k) kappenförmig angesammelt und zu feinen Fäden umgebildet. Die Kernkörperchen, welche an Masse langsam abgenommen haben, verschwinden um diese Zeit, haben also wohl zur Ernährung der Chromosomen

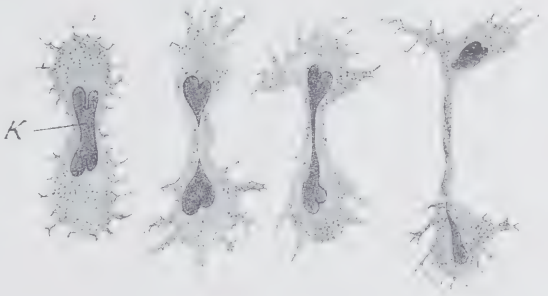


Abb. 16. In Teilung begriffene Lymphzelle vom Frosch; K Kern.

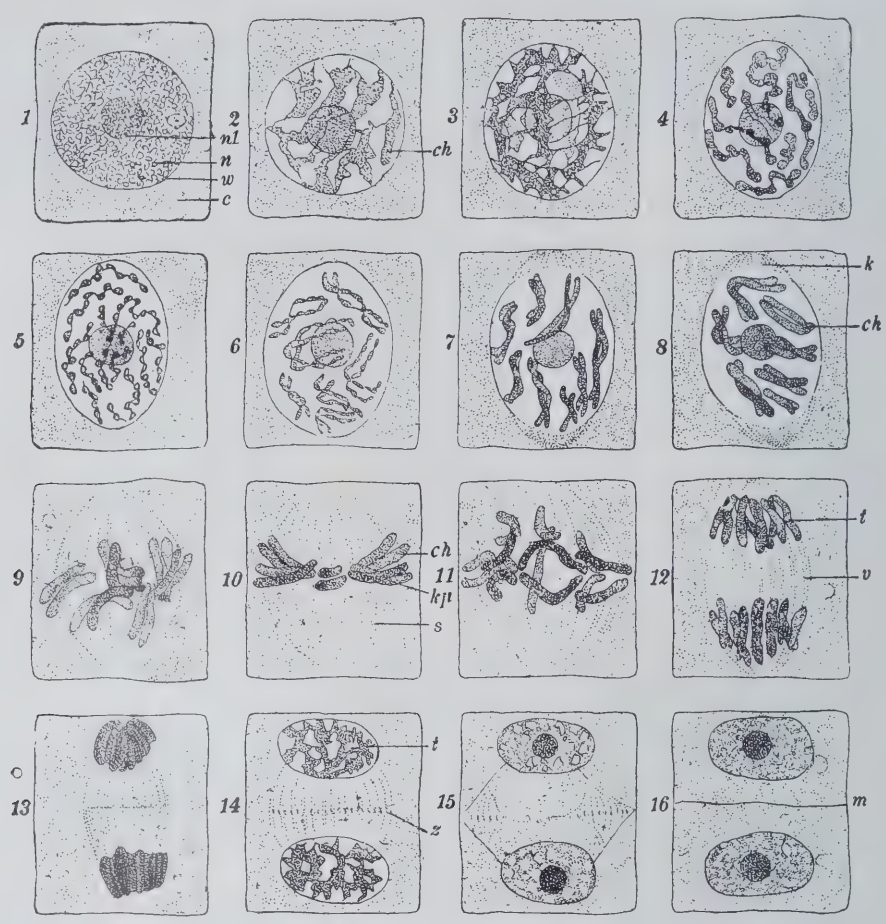


Abb. 17. Kern- und Zellteilung einer Pflanzenzelle (n. Strasburger).
n Kern, nl Kernkörper, w Kernwandung, c Zellplasma, ch Chromosomen, k Polkappen, s Spindel, kp Kernplatte, t Tochteranlage, v Verbindungsfäden, z Zellplatte, m neue Scheidewand. Vergrößerung etwa 1000fach.

gedient. Gleichzeitig löst sich die Kernwandung auf, die Protoplasmafäden werden länger und geben dem Kern das Aussehen einer fein gestreiften Spindel. Vermutlich bestehen sie aus einer besonderen Art von Protoplasma, „Kinoplasma" (= Bewegungsplasma) genannt. Mittlerweile haben die Chromosomen vorübergehend quer zur Längsrichtung der „Kernspindel" sich zu einer „Kernplatte" oder „Äquatorialplatte" vereinigt (9, 10), und nun beginnt die eigentliche Kernteilung. Die Chromosomenhälften trennen sich nämlich nun voneinander (11), wahrscheinlich veranlaßt durch den Zug der erwähnten Protoplasmafäden; sie sammeln sich an den „Polen" der Spindel (12, 13), und die eigentliche Teilung der Kernsubstanz ist vollzogen. Was nun noch geschieht, ist eine Rückbildung der Chromatinverteilung (14, 15, 16) zu derjenigen des ruhenden Kernes, die Neubildung der Kernwand und des Kernkörperchens, sowie, falls es sich um eine pflanzliche Zelle handelt,

Abb. 18. Schema der Kernteilung in einer tierischen Zelle.

die Bildung einer aus Zellulose bestehenden Scheidewand, während die Kinoplasmafäden undeutlich werden und verschwinden.

In den tierischen Zellen kommt zu den bisher beschriebenen Strukturen noch ein merkwürdiges Gebilde hinzu, das man im Pflanzenreich bis jetzt nur bei niederen Formen gefunden hat, nämlich das „Zentralkörperchen" (Zentrosom). Es findet sich bereits in der ruhenden Zelle dem Kerne angelagert als winziges, nur mit besonderen Färbemitteln deutlich sichtbar zu machendes Körnchen (Abb. 18). Schickt sich der Kern zur Teilung an, so teilt sich auch das Zentrosom, die beiden Teilkörperchen umgeben sich mit einem Strahlenkranze von Protoplasmafäden — was den Eindruck macht, wie wenn von den Zentrosomen Kraftwirkungen auf das Protoplasma ausgeübt werden — und nun rücken die Zentrosomen auseinander, um sich zu den Polen der jetzt auftretenden Kernspindel zu begeben. Was sonst geschieht, unterscheidet sich in keiner Weise wesentlich von den Vorgängen bei Pflanzen.

Zu dem bisher über die Kernteilung Mitgeteilten bleibt nun noch eine wichtige Tatsache nachzutragen, nämlich die Konstanz der Chromosomenzahl bei allen Zellen (ausgenommen: die Fortpflanzungszellen) einer und derselben Tier- oder Pflanzenart. Man mag also bei einer Pflanze, etwa der Küchenzwiebel, die Zellteilung an der Wurzelspitze oder an der Sproßspitze oder auch in der Samenanlage

studieren, stets wird man 16 Chromosomen auftreten sehen, während die gleiche Untersuchung bei einer Lilie 24 Chromosomen erkennen läßt. Oder, um Beispiele aus dem Tierreich zu nennen, es unterscheiden sich 2 Abarten des Pferdespulwurms dadurch, daß die eine Varietät 2, die andere 4 Chromosomen bei der Zellteilung bildet. Der Wurm Nais weist dagegen 12, die Ackernacktschnecke 16, der Seeigel (Echinus) 18, die Forelle 14, die Maus 24, der Krebs Artemia 168 Chromosomen auf.*)

Fragen wir uns schließlich, welche Bedeutung der verwickelte Mechanismus der indirekten Kernteilung haben mag, so läßt sich jedenfalls so viel mit Bestimmtheit sagen, daß es sich um einen Mechanismus zur gleichmäßigen Verteilung gewisser Kernsubstanzen auf die neuen Kerne handelt. Vermutlich wird es das Chromatin sein, auf das es dabei ankommt, wenn nicht in den Chromosomen noch andere uns bis jetzt entgangene Bestandteile in Frage kommen. Die Längsspaltung der Chromosomen aber läßt den weiteren Gedanken aufkommen, daß die Kernteilung nicht nur auf eine gleichmäßige Teilung der Masse nach, sondern auch der Qualität nach hinarbeitet, denn es ist eine naheliegende Annahme, daß die zu den länglichen Chromosomen aneinandergereihten Chromatinkörperchen nicht alle gleichwertig sind, sondern verschiedenartige Bedeutung haben. Worin freilich diese Verschiedenartigkeit bestehen mag, darüber kann erst weiter gesprochen werden, wenn wir unsere Erkenntnisse bezüglich des Kernbaues auf die Vererbungslehre anwenden. Einstweilen wollen wir uns mit der allgemeinen Vorstellung begnügen, daß der Kern für die Zelle anscheinend ein Zentralorgan ist von ähnlich hoher Bedeutung wie etwa das Zentralnervensystem für ein Tier. Es erhebt sich dann aber die weitere Frage, wie es möglich ist, daß gewisse Organismen ohne Zellkern auskommen. Solche Organismen sind, wie schon früher erwähnt, angeblich die Spaltpilze (Bakterien) und Spaltalgen (Blaualgen). Ist nun auch bei ihnen anscheinend ein eigentlicher Zellkern nicht vorhanden, so hat sich doch gezeigt, daß auch diese Zellen einzelne, sich stark färbende Körnchen enthalten, die wohl dem Chromatin gleichstehen dürften. Vielleicht handelt es sich also um in der Zelle weit verteilte Kernsubstanz, vielleicht (nach Bütschli) um einen besonders großen, nur von wenig Protoplasma umgebenen Kern, so daß die Hauptmasse der Zellen Kern ist. Sehr viele andere einzellige Organismen, die Haeckel seinerzeit als kernlose Zellen unter dem Namen „Moneren" zusammengefaßt hat, haben sich mittlerweile als kernhaltig herausgestellt; und das einzige Beispiel kernloser Zellen im Körper höherer Tiere, die roten Blutkörperchen der Säugetiere, ist so zu deuten, daß es sich hier gar nicht mehr um Elementarorganismen vom vollen Wert einer Zelle handelt, sondern um Umwandlungsprodukte ehemals kernhaltiger Zellen.

So hat sich der Zellkern auf Grund der neueren Forschung als ein Zellorgan von ganz besonders hoher Bedeutung und von höchst verwickeltem Bau erwiesen. Nehmen wir dazu unsere vorher gewonnenen Vorstellungen vom Bau des Protoplasmas, so müssen wir bewundernd erkennen, daß die ehemals als ein von einer Wand umhülltes oder auch nacktes „Protoplasmaklümpchen" angesehene Zelle sich uns heute als ein „Organismus" im wahren Sinne des Wortes enthüllt hat.

*) Daß alle diese Zahlen in den Fortpflanzungszellen auf die Hälfte reduziert sind, soll uns später noch beschäftigen.

II. Lebensdauer und Tod des Individuums und der Art.

A. Der Begriff des Individuums.

Die Erscheinungen des Lebens sehen wir immer nur an gegen die Außenwelt abgeschlossenen Formen auftreten, die dieser Außenwelt als selbständige, einheitliche Wesen gegenübertreten, als „Individuen". Die einfachste Form des Individuums ist die Zelle. Wir lernten sie beispielsweise als Amöbe kennen. An dieser Stelle soll an eine andere dieser Gruppen von Einzelligen angeknüpft werden, an die Geißelträger oder Flagellaten. Von den Amöben sind sie dadurch unterschieden, daß ihr Protoplasma die starke Formveränderlichkeit, wie sie der Scheinfüßchen bildenden Amöbe eigen ist, verloren hat, indem sich meistens eine festere protoplasmatische Außenschicht gebildet hat, die das innere, mehr dem flüssigen Zustand sich nähernde Protoplasma gleichsam in Form hält. Die damit verlorengehende Fähigkeit der Scheinfüßchenbildung und der kriechenden Bewegung wird ausgeglichen durch die Ausbildung langer fadenförmiger „Geißeln", die im allgemeinen dauernd vorhanden sind und durch ihre schwingende Bewegung der Zelle das Schwimmen ermöglichen. Die Zahl dieser Geißeln wechselt: eine Geißel oder zwei Geißeln finden wir bei den meisten Arten (Taf. I), seltener kommen 3—4 oder gar mehr vor. Manche Arten von Geißelträgern zeigen in Bau und Lebensweise durchaus tierischen Charakter, andere nähern sich durch ihren Chlorophyllbesitz und die damit zusammenhängende Ernährungsweise, viele auch durch ihre Zellwand den Pflanzen, noch andere stehen auf der Grenze. Aber nicht diese merkwürdige Mittelstellung soll uns hier beschäftigen, sondern die Fähigkeit der Koloniebildung, die bei einer ganzen Reihe von Arten beobachtet wird. Eine solche Koloniebildung kommt dadurch zustande, daß die durch Teilung einer Einzelzelle entstandenen Teilprodukte sich nicht voneinander trennen, wie das sonst bei der Fortpflanzung der Einzelligen der Fall ist, sondern in körperlichem Zusammenhange bleiben. Bei Fortsetzung dieses Verhaltens durch mehrere Teilungsperioden hindurch ergeben sich alsdann „Kolonien", meistens von kugeliger Gestalt, die als Ganzes vermöge ihrer Geißeln umherschwimmen und ganz den Eindruck eines aus mehreren Zellen zusammengesetzten Individuums machen (Taf. I). Die Zellen aber sind bei den hier zunächst zu betrachtenden Arten unter sich vollkommen gleich; jede dieser Zellen ist, wie das Beispiel von Pandorina morum zeigt, imstande, durch Teilung wieder eine neue Kolonie zu erzeugen. Von besonderem Interesse ist nun, daß die der Gattung Pandorina nach Ansicht der Botaniker nahe verwandte Gattung Volvox, das berühmte, von Leeuwenhoek entdeckte „Kugeltierchen", einen ganz erheblichen Schritt weiter in der Entwicklung tut, indem die Mehrzahl ihrer Zellen die Fähigkeit verloren hat, durch Teilung zu neuen Kolonien zu werden. Nur eine ganz beschränkte Zahl der zu Hunderten vorhandenen Geißelzellen vergrößert sich, teilt sich und dient durch Erzeugung neuer „Kugeltierchen"

der Fortpflanzung*); die anderen Zellen — wir wollen sie „Körperzellen" nennen — gehen schließlich zugrunde. Wenn uns in den zuerst betrachteten Fällen die im Wasser umherschwimmende Zellenkugel noch als ein vorübergehender Entwicklungszustand eines im Grunde doch einzelligen Organismus erscheinen könnte, tritt uns die Volvoxkugel klar und deutlich als ein Individuum entgegen, als ein „Unteilbares" — denn das ist ja der Wortsinn —, insofern, als der Volvoxorganismus seine natürlichen Lebensaufgaben in ihrer Gesamtheit (Bewegung, Ernährung, Fortpflanzung usw.) nur erfüllen kann, wenn er beide Zellenarten (Keimzellen oder Fortpflanzungszellen sowie Körperzellen) besitzt. Keines ist ohne das andere denkbar: eine Volvoxkugel ohne Keimzellen so wenig wie eine solche ohne Körperzellen. Infolge der eingetretenen Arbeitsteilung unter den Zellen und durch ihr körperliches Verschiedenwerden (ihre „Differenzierung") infolge dieser Arbeitsteilung sind diese Zellenarten nunmehr unbedingt auf gegenseitige Lebenshilfe angewiesen, fest zusammengeschmiedet durch gemeinsame Interessen. Und so tritt uns das Kugeltierchen als der niederste vielzellige Organismus entgegen, der zum ersten Male mit Fug und Recht als „Individuum" gewertet werden kann. Aber dieses Individuum steht eine Stufe höher in der Entwicklungsreihe als jene dauernd einzelligen Organismen, die darauf angewiesen sind, ihre sämtlichen Lebensfunktionen innerhalb der einen Zelle zu verwirklichen.

Um zu erkennen, welche Bedeutung dieser Schritt der Natur von der Einzelzelle über die Zellenkolonie zum vielzelligen Organismus — als einer zweiten Individualitätsstufe — für die Vervollkommnung der Organismen erlangt hat, mag der Hinweis genügen, daß im Tierreiche am Ende dieser Entwicklungsreihe der Mensch steht, und daß der Aufstieg zur menschlichen Persönlichkeit eben erst auf der Grundlage der zweiten Ausbildungsstufe des Individuums möglich wurde.

Wenn die Vereinigung einzelliger Individuen zu einer höheren Einheit sich hiermit als eine Tatsache von weittragender Bedeutung erwiesen hat, so liegt die Frage nahe, ob mit dieser Stufe ein endgültiger Abschluß erreicht ist, oder ob nicht der Prozeß der Individuenbildung durch Summierung und Differenzierung sich weiter fortsetzen läßt. Halten wir nun zunächst Umschau im Tierreiche, so stoßen wir bei den Pflanzentieren oder Zölenteraten auf die merkwürdige Ausbildungsform des Polypen als eines im wesentlichen aus zwei Zellenschichten aufgebauten, festsitzenden Organismus. Als Grundform können wir den an einem Ende geschlossenen Schlauch ansehen, wie ihn uns z. B. die Süßwasserpolypen (Hydra) vorführen, mit einem Kranz von Fangarmen (Tentakeln) um die auf einem kleinen Mundkegel gelegene Mundöffnung herum (Taf. II). So niedrig organisiert die Hydra auch ist, so ist doch an ihrem Aufbau schon eine erheblich größere Zahl von Zellarten beteiligt als etwa bei dem vorhin behandelten Volvox, wo wir nur Körperzellen und Keimzellen unterscheiden konnten. So dienen die Zellen der inneren Schicht, die „Entodermzellen", zur Verdauung der ins Innere des Körperschlauches aufgenommenen Nahrung. Durch Muskelfaserbildung treten sie ebenso wie ein Teil der „Ektodermzellen" in den Dienst der Bewegung (Zusammenziehen und

*) Wir sehen hier zunächst davon ab, daß bei Volvox auch bereits „geschlechtliche Fortpflanzung" beobachtet wird. Davon soll später die Rede sein.

Ausstrecken des Körpers und der Tentakeln). Im Ektoderm finden sich zahlreiche Zellen, die besondere Angriffs- und Verteidigungswaffen, die Nesselkapseln, gebildet haben. Und endlich ist in die äußere Zellenschicht ein feines Netzwerk von Zellen eingelagert, das die Aufgabe hat, alle Teile des Körpers so miteinander zu verknüpfen, daß sie zweckmäßig zum Nutzen des Ganzen zusammenarbeiten, also eine ganz primitive Form eines Nervensystems, auf die wir später noch zurückkommen. Zu diesen „Körperzellen" aber kommen dann die Keimzellen hinzu, die, in Ei- und Samenzellen differenziert, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen. Nun hat sich aber neben der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Zölenteraten noch eine merkwürdige Form der ungeschlechtlichen Vermehrung ausgebildet, die „Sprossung", die darin besteht, daß seitliche Auswüchse des Körpers sich zu jungen Polypen ausbilden, die bei Hydra abfallen und selbständig werden. Bei vielen Verwandten des Süßwasserpolypen jedoch — man faßt sie alle unter dem Namen der Hydroiden zusammen — kommt es nicht zur Ablösung, sondern die jungen Individuen bleiben mit den alten in Zusammenhang, und es entstehen schließlich meist **baumförmig verästelte Kolonien**, die dann zur Stütze in der Regel ein äußeres Skelett aus hornähnlicher Substanz ausbilden. Das Ergebnis ist also ein verzweigter „Tierstock", und besonders das Meer ist reich an diesen zierlichen Gebilden, die oft von Laien für „Meeresgewächse", also für Pflanzen gehalten werden. Kommt doch eine an unserer Nordseeküste häufige Gattung (Sertularia) getrocknet und künstlich grün gefärbt sogar unter dem Namen „Seemoos" in den Handel. Es ist nun gar keine Frage, daß die Natur hier durch den gleichen Summationsprozeß, den wir beim Übergang vom einzelligen zum vielzelligen Organismus beobachteten, wiederum im Begriffe ist, eine — rein gestaltlich gesehen — **höhere** Stufe der Ausbildung zu erklimmen. Die Tatsache, daß diese Summierung nur bei so tiefstehenden Tieren wie den Zölenteraten gefunden wird, ändert an der Tatsache nichts, daß sich hier eine **dritte Individualitätsstufe** vorbereitet. Es sei übrigens an dieser Stelle nachgeholt, daß die Tierstockbildung durch baumartige Verästelung bereits bei festsitzenden Protozoen vorkommt, besonders bei den Glockentierchen, daß sie unter den Zölenteraten auch bei höheren Formen als den Hydroiden, nämlich den **Korallentieren**, zu einer diesen Tierkreis geradezu beherrschenden Ausbildungsweise wird, und daß schließlich auch noch wesentlich höher organisierte Tiere, die Moostiere (Bryozoen), auf dieser Ausbildungsstufe stehen.

Wenn es nun aber sein Bewenden bei der einfachen Tierstockbildung hätte, so wäre damit nur ein Stadium erreicht, das wir wegen seiner Zusammensetzung aus gleichartigen Individuen nur etwa der vorhin erwähnten Übergangsstufe der Pandorina vergleichen könnten. Die Natur ist jedoch auch hier nicht auf halbem Wege stehen geblieben. Der nächste Schritt war, daß nunmehr bei vielen Hydroiden die geschlechtliche Fortpflanzung, also die Fortpflanzung durch befruchtungsbedürftige Eizellen, nicht mehr Aufgabe aller Individuen des Stockes blieb, sondern **von einzelnen** übernommen wurde, die für diesen Zweck vielfach eine ganz besondere Umgestaltung erfuhren (Taf. II). Diese sogenannten „Medusen" (auch wohl „Quallen" genannt) erhalten eine Glockenform, lösen sich, im Gegensatz zu den „Polypen", los, schwimmen durch Zusammenziehungen der Glocke frei umher und

verbreiten durch ihre Wanderungen die von ihnen erzeugten Keimzellen. Aus jeder befruchteten Eizelle aber entwickelt sich schließlich ein Polyp, der sich festsetzt und den Anfang eines neuen Tierstockes darstellt. Wieder einmal hat sich derselbe Prozeß vollzogen, den wir bei Volvox sahen: durch Beschränkung der Fortpflanzung auf einen Teil der Individuen, also durch Arbeitsteilung, ist eine körperliche Differenzierung eingetreten, die zur Folge hat, daß nunmehr zwei verschiedenartig ausgebildete Gruppen ehemaliger Individuen notwendigerweise zusammengehören und ein neues Gebilde vom Range einer dritten Individualitätsstufe aufbauen helfen.

So deutlich die Ähnlichkeit der beiden hier verglichenen Summations- und Differenzierungsvorgänge auch ist, so kann man doch vielleicht noch zweifelhaft sein, ob man dem aus Polypen und Medusen bestehenden, also zweigestaltigen (dimorphen) Hydroidenstock bereits den Wert eines neuen Individuums zusprechen soll. Es ist vor allem der Mangel an äußerer Geschlossenheit, der hier Bedenken einflößen wird; und so mag auch diese Ausbildungsstufe vielleicht nur als ein Übergang zu höherer Individualität gewertet werden. Nun liefert uns aber eine andere Gruppe der „Pflanzentiere" Stoff zu weiteren Betrachtungen in gleicher Richtung; es sind die formenprächtigen „Röhrenquallen" oder Siphonophoren, Meeresbewohner, die von jeher die Bewunderung der Zoologen erregten. Ein Teil der hierher gehörenden Arten hat noch in hohem Grade den Charakter von Tierstöcken: als lange, verzweigte, frei im Wasser schwimmende Girlanden treten uns manche entgegen, andere weisen schon gedrungene Form auf (Taf. II). Gemeinsam ist ihnen allen, daß die Zweigestaltigkeit der Individuen (Polyp, Meduse) hier einer Vielgestaltigkeit (Polymorphismus) Platz gemacht hat. An einem muskulösen „Stamm" finden sich röhrenförmige Polypen ohne Fangarme, aber mit stark entwickelten Drüsenzellen. Sie haben die Aufgabe, die Nahrung, die ihnen durch besondere Fangfäden mit Nesselkapseln — ebenfalls umgewandelte Polypen — geliefert wird, zu verdauen und durch Vermittlung des Stammes, der von einem Kanal durchzogen ist, allen anderen Individuen zuzuführen. Dazu kommen kürzere „Taster", die ebenfalls als rückgebildete und vereinfachte Polypen anzusehen sind. Fast alle Arten tragen sodann Schwimmglocken in wechselnder Zahl, die zur aktiven Fortbewegung des ganzen Organismus dienen und als vereinfachte Medusen (ohne Mundstiel) zu deuten sind. Oft findet sich darüber eine mit Luft gefüllte Blase, einer geschlossenen Schwimmglocke gleichend, wodurch das spezifische Gewicht des Tierstocks vermindert wird. Sodann ist ein Teil der Medusen zu Organen geworden, die der Erzeugung der Keimzellen dienen, während andere als blattförmige „Deckstücke" den mechanischen Schutz der schon erwähnten Nährpolypen oder Freßpolypen übernommen haben.

Auch die mehrachsige Pflanze hat man versucht, den obigen Gedankengängen zu unterwerfen. Danach wäre die unverzweigte (einachsige) Pflanze mit ihren verschiedenen Anhängen (Keimblätter, Laubblätter usw.) das Individuum. Sobald aber — durch „Sprossung" — Seitenzweige gebildet sind, wäre nach jener Auffassung die Pflanze dem Tierstock vergleichbar. Jeder Sproß würde ein unselbständig bleibendes Individuum bedeuten, das unter besonderen Umständen — als Steckling in die Erde gesenkt — zu einem vollständigen Individuum und weiterhin einem

Pflanzenstocke auswachsen kann. Selbst ein Dimorphismus der Sprosse (Laubsproß und Blüte) ließe sich behaupten, denn die Blüte ist ja zweifellos ein zu Fortpflanzungszwecken umgebildeter Sproß. Aber gegen diese Deutungen hat man mit einem gewissen Recht den Vorwurf der Willkür und der Gedankenspielerei erhoben. Auf der anderen Seite ist die so wenig in sich geschlossene Gestalt der Pflanze und die Ähnlichkeit ihres Aufbaues mit dem Tierstock für denjenigen, der zu Spekulationen neigt, sehr geeignet, derartige naturphilosophische Betrachtungen zu begünstigen.

B. Lebensdauer und Tod.

Wenn wir uns das Leben *anschaulich* vergegenwärtigen wollen, so können wir es nicht besser tun, als wenn wir in Gedanken den abgestorbenen Organismus neben den lebenden stellen. Dann unterscheiden sich beide voneinander wie die arbeitende Maschine von der stillstehenden, und nichts hat wohl so sehr den Vergleich der Organismen mit Maschinen gefördert, wie gerade die Nebeneinanderstellung von „lebend" und „tot". So anschaulich uns aber auch das Leben in dieser Gegenüberstellung wird, für seine Erklärung haben wir damit nichts gewonnen. Es bleibt letzten Endes rätselhaft, so vollständig wir auch die *Merkmale* des Lebens

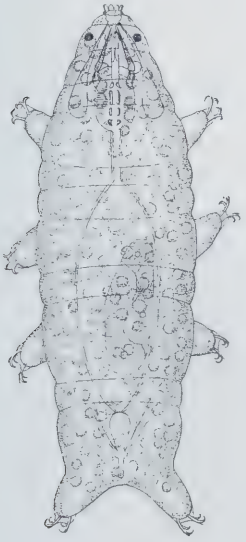


Abb. 19. Bärtierchen. Macrobiotus Hufelandi.

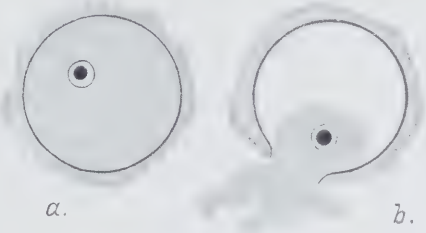


Abb. 20. a Amöbe im Dauerzustand (eingekapselt); bei b aus der Kapsel (Cyste) wieder auskriechend.

zusammengetragen haben mögen. Und ähnlich steht es mit dem Tode, den wir nur definieren können als den Zustand des Fehlens aller Lebenserscheinungen, als den *unwiederbringlichen* Verlust des Lebens.

Nicht mit dem Tode zu verwechseln sind gewisse todesähnliche Zustände von Tieren und Pflanzen, bei denen die Lebensäußerungen nur stark herabgesetzt und schließlich unmerklich werden. Selbst höhere Tiere sind ja, wie das Beispiel des Winterschlafes zeigt, bereits fähig, ihre Lebenstätigkeiten durch Verminderung des Stoffwechsels auf ein gewisses Minimum einzuschränken, um so den Ernährungsschwierigkeiten des Winters zu entgehen. In besonders hohem Grade ist diese Fähigkeit jedoch bei tiefer stehenden Tieren entwickelt. Berühmt sind die merkwürdigen *Bärtierchen* (Macrobiotus) (Abb. 19), welche nach langsamem Eintrocknen mindestens 10 Jahre lang in scheinbar ganz vertrocknetem Zustande die

Lebensfähigkeit bewahren und beim Anfeuchten wieder aus ihrer „Trockenstarre" erwachen. Gewisse Rädertiere sollen im gleichen Zustande 15 Jahre am Leben bleiben, ein kleiner, in trockenen Weizenkörnern parasitisch lebender Fadenwurm, das Weizenälchen, sogar 27 Jahre lang. Gewisse Käfer harrten bis zu 6 Jahren in einer Art von Hungerschlaf aus, und Landschnecken, welche in ihren Gehäusen 15 Jahre lang trocken in der Sammlung aufbewahrt wurden, erwiesen sich bei zufälliger Befeuchtung noch als lebend. Auch gewisse Jugendzustände von Tieren haben durch Herabsetzung der Lebenstätigkeiten eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen Schädigungen von außen erlangt. Dahin gehören die Keimkörner („Gemmulae" und „Statoblasten") der Süßwasserschwämme und Süßwasserbryozoen, sowie die Wintereier der Wasserflöhe. Eine Erscheinung ähnlicher Art ist die Einkapselung (Enzystierung) der Infusorien und Amöben, welche eintritt, sobald die Lebensbedingungen für sie ungünstig werden, also beispielsweise das Wasser eintrocknet oder schlecht wird, Nahrungsmangel eintritt usw. Sie können, eingeschlossen in ihrer Kapsel (Abb. 20), dann lange Zeit ihre Lebensfähigkeit erhalten, können vom Winde verweht werden, um vielleicht schließlich in einem fernen Tümpel oder in einem zwecks Infusorienkultur hergestellten Heuaufguß zu neuem Leben zu erwachen. In den meisten dieser Fälle scheint eine langsame Wasserentziehung das Protoplasma, statt es zu töten, in einen dauerhaften und anspruchslosen Zustand überzuführen. So liegen die Dinge auch in den Samen der höheren Pflanzen, in denen das winzige Pflänzchen ja ebenfalls in einem anscheinend trockenen und leblosen Zustande jahrelang am Leben bleiben kann. Auch seien noch die Flechten erwähnt, die im Sommer oft längere Zeit vollkommen vertrocknet erscheinen und dann keinerlei Wachstum zeigen, die aber bei Befeuchtung sich dennoch als lebend erweisen. Die Sporen der Bakterien endlich mit ihrer derben Schutzhülle (Abb. 21) sind ohne weiteres den Kapseln (Zysten) der Infusorien und Amöben vergleichbar. Diese und viele andere Beispiele zeigen uns also die Lebenserscheinungen in einem solchen Grade herabgesetzt, daß vielfach erst eine längere Untersuchung — bei den Samen z. B. eine Keimprobe — lehren kann, ob der betreffende Organismus tot oder noch am Leben ist. Und zweifellos ist der Schritt vom Leben zum Tod in diesen Fällen kein sehr großer mehr. Dennoch ist noch immer eine scharfe Grenze zu ziehen zwischen dem Scheintod und dem echten Tod, zu dessen Betrachtung wir uns nun wenden wollen.

Wenn wir uns nun nach den Ursachen des Todes fragen, so können wir mit wenigen Worten hinweggehen über alle Fälle gewaltsamer Vernichtung des Lebens durch Unfall und durch Krankheit. Obwohl diese zweifellos den Hauptanteil an der Sterblichkeit haben, sind sie doch für uns nicht von grundsätzlichem Interesse, denn es sind Beispiele des „akzidentellen Todes". Denken wir uns diese mehr oder weniger gewaltsamen, das Einzelleben treffenden Todesursachen fort, so bleibt die Frage: Muß ein jeder Organismus auch dann noch sterben? Gibt es allgemeingültige Ursachen des Todes? Es liegt am nächsten, zu ihrer Beantwortung einen Blick auf das Menschenleben zu werfen, und da tritt uns die Tatsache entgegen, daß auch bei Fernhaltung aller gewaltsamen Todesursachen bei jedem Menschen einmal die Zeit der Altersschwäche kommt. Es sind ganz bezeichnende anatomische Veränderungen, die dem Greisenalter eigentümlich sind, und für welche

Pflanzentiere (Coelenteraten) mit fortschreitender Stockbildung und Arbeitsteilung.

1 Süßwasserpolyp (Hydra fusca), das mittlere Tier knospend. 2 Ein Hydroidpolypenstock (Cordylophora) des Süß- und Brackwassers. 3 Ein anderer Hydroidpolypenstock (Bougainvillea) mit sich ablösenden Medusen. 4 Eine Röhrenqualle (Physophora). Oben Luftblase, darunter Schwimmglocken, darunter Freßpolypen; ganz unten Fangpolypen, an „Senkfäden" sitzend (die Senkfäden stark verkürzt).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Abb. 21. Sporenbildung bei Bakterien (Sp Sporen). 1. Heubazillus (Bacillus subtilis), bei b seine Sporen, keimend; 2. Buttersäurebazillus (Clostridium butyricum); 3. Starrkrampfbazillus (Bacillus tetani); 4. Cladothrix dichotoma mit Schwärmsporen; 5. Milzbrandbazillus (Bacterium anthracis).

man den Ausdruck „Greisenschwund" geprägt hat, weil es sich im wesentlichen um Verkleinerung und Verminderung der Zellen des Körpers handelt. Dieser Schwund (Atrophie) betrifft alle Zellgewebe: die Knochen sowohl wie die Muskulatur, das Fettgewebe, die Schleimhäute, das Nervensystem mit seinen Ganglienzellen. Ganz besonders wichtig ist dabei die Atrophie der Ganglienzellen, denn das Nervensystem hat ja doch insofern unter allen Organen eine überragende Bedeutung, als es, von den höheren geistigen Funktionen abgesehen, die wichtige Aufgabe erfüllt, sämtliche Organe und ihre Tätigkeiten zweckmäßig miteinander zu verknüpfen. Es hat in gewissem Sinne eine Führerrolle, und ein Herabsinken dieses führenden und ordnenden Organes von der Höhe seiner Leistungsfähigkeit muß auch in allen davon abhängenden Organen sich bemerklich machen. Wie gleichzeitig auch in der geistigen Tätigkeit des Greises der Schwund der Ganglienzellen sich meistens bemerkbar macht, ist allbekannt, und man versteht es danach, daß es Forscher gibt, die das Wesen des natürlichen, nicht durch Krankheit und andere Gewalt hervorgerufenen Greisentodes einen „Gehirntod" nennen. Dem Tode durch Altersschwäche sind auch Tiere unterworfen, wie Beobachtungen an solchen Haustieren zeigen, denen die Pflege durch den Menschen einen natürlichen Lebensabschluß ermöglichte. Weiter lassen sich zahlreiche Fälle aus dem Insektenleben zum Beweise anführen. Wenn z. B. die Paarungszeit der Maikäfermännchen

vorüber ist, so hören sie auf zu fressen, verlieren mehr und mehr an Beweglichkeit und sterben ohne erkennbare äußere Ursache. Mit der Erfüllung ihrer eng umgrenzten Lebensaufgaben sind offenbar Veränderungen in ihrem Körper aufgetreten, welche mit Notwendigkeit zum Tode führen.

Zur Erklärung der Alterserscheinungen sind verschiedene Annahmen gemacht worden. Die nächstliegende und verbreitetste Lehre ist die Abnutzungstheorie. Danach soll es die normale Tätigkeit der Zellgewebe sein, welche diese allmählich zur Arbeitsunfähigkeit führt, ähnlich wie eine Maschine im Laufe der Zeit Abnutzungserscheinungen an Wellen, Lagern und Rädern zeigt, die schließlich entweder eine Erneuerung gewisser Teile oder eine Ausschaltung der ganzen Maschine nötig machen. Beim Menschen sollen z. B. die fortgesetzten Dehnungen der elastischen Fasern in der Arterienwand, wie sie durch den Blutdruck verursacht werden, zur Erschlaffung der Wandungen, also zum Verluste der Elastizität führen, womit eine bekannte Altersveränderung des Gefäßsystems erklärt wäre. Für die Richtigkeit der Abnutzungstheorie spricht es, daß der Tod sich bei manchen Organismen durch Herabsetzung der Funktionen hinausschieben läßt. Die vorhin angeführten Beispiele von Scheintod, z. B. die Trockenstarre der Bärtierchen, beweisen das. Trotzdem bleiben die eigentlichen Ursachen der Abnutzung dunkel. Denn es ist doch gerade eines der Merkmale des Lebens, daß das Protoplasma die Fähigkeit der Selbstergänzung durch Wachstum besitzt, ähnlich wie, um ein Beispiel aus dem Groben zu wählen, der abgebrochene Eidechsenschwanz wieder neu gebildet wird. Darin liegt ja der Unterschied zwischen dem Organismus und jeder noch so komplizierten Maschine, daß letztere ihre Abnutzung nicht auszugleichen vermag. Und nun soll diese grundlegende Fähigkeit der Lebenssubstanz doch schließlich versagen? Und der Tod soll doch schließlich eine notwendige Folge des Lebens sein?

Vor etwas mehr als 40 Jahren hat August Weismann sich ebenfalls diese Frage vorgelegt, mit dem Ergebnis, daß er sie schließlich verneinte. Sein Aufsatz über die Dauer des Lebens (1882) ist auch heute noch eine der lesenswertesten allgemein-biologischen Schriften, deren Gedankengang wir hier zum Teil verfolgen wollen. Man denkt unwillkürlich an die bekannte Geschichte vom Ei des Columbus, wenn man in Weismanns Schrift an die Stelle kommt, wo er es ausspricht daß es eine große Zahl von niederen Organismen gibt, die nicht sterben **müssen**, nämlich die Einzelligen. „Wohl sind auch sie zerstörbar; Siedehitze, Kalilauge, Gifte töten sie, aber solange die für ihr Leben nötigen Bedingungen vorhanden sind, solange leben sie; sie tragen also die Bedingungen ewiger Dauer in sich." Denn wenn sie sich teilen, so lebt ihre lebendige Substanz restlos in den Nachkommen weiter. Sie sind, wie Weismann sich ausdrückt, „potentiell unsterblich". Manche Biologen haben, ausgehend von den höheren Organismen mit ihrer Todesnotwendigkeit, geglaubt, diese Notwendigkeit auch bei den Einzelligen nachweisen zu müssen, und sie meinten, das Gesuchte im Teilungsvorgang zu finden. Wenn die Amöbe sich teilt und in zwei neue Organismen zerfällt, so ist nach ihrer Meinung das Leben des alten Individuums beschlossen; Tod und Fortpflanzung fallen also zusammen. „Aber," so fragt Weismann mit Recht, „wo ist denn die Leiche, was stirbt denn ab?" „Nichts stirbt ab, sondern der Körper des Tieres zerteilt sich in zwei nahezu gleiche Stücke, von nahezu gleicher Beschaffenheit, von denen also jedes dem Mutter-

tier vollkommen ähnlich ist, von denen jedes, wie dieses, weiter lebt und sich später, wie dieses, wieder in zwei Hälften teilt." Weismann zeigt auch, daß man keinen Grund zu der Annahme hat, beide Teilstücke seien etwa innerlich verschieden, das eine sei das dem früheren Tode geweihte Muttertier, das andere ein Tochterindividuum mit weiterreichender Lebensdauer. Als Beweismittel benutzt er den Teilungsvorgang von Euglypha, einer mit zierlicher Schale versehenen Verwandten der Amöben. Hier sieht man, wenn die Teilung fast beendet ist und die beiden Hälften nur noch durch eine schmale Brücke zusammenhängen, wie das Protoplasma derart in Rotation gerät, daß die Substanz beider Tiere vollständig gemischt wird. Damit aber ist der Annahme, daß doch vielleicht das eine der Teilstücke über kurz oder lang zugrunde gehen müsse, der Boden entzogen. Denn wäre es so, so würde das auch für das zweite Teilstück gelten, und der Tod der ganzen Tierart wäre besiegelt.

Weismanns Darlegungen haben manchen Widerspruch erfahren. Maupas glaubt aus seinen langdauernden Infusorienzuchten den Schluß ziehen zu müssen daß in jeder Protozoenkultur nach einer kürzeren oder längeren Dauer ein Depressionszustand eintrete, der unweigerlich zum Tode aller derjenigen Individuen führe, denen es nicht gelinge, durch einen Vorgang der „Verjüngung" sich ihm zu entziehen. Und diesen Verjüngungsvorgang sah Maupas — mit ihm viele andere — in der Konjugation. Dieser merkwürdige Prozeß vollzieht sich bei den Infusorien in der Weise, daß zwei Tiere teilweise miteinander verschmelzen, um sich nach einiger Zeit wieder zu trennen. Wie wir heute wissen, findet dabei ein gegenseitiger Austausch von Kernsubstanz statt. Da nun von Zeit zu Zeit Konjugationsperioden sich in den Lebenslauf einer Infusorienkultur einzuschieben pflegen, glaubte man hierin das Mittel zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensfrische gefunden zu haben. Eine wichtige Stütze erhielt diese Auffassung noch durch folgendes. Calkins, der zunächst die Ergebnisse von Maupas bestätigte, fand nämlich, daß man Kulturen gewisser Infusorien (Paramaecium) hunderte von Generationen hindurch ohne Konjugation am Leben erhalten kann, wenn man ihnen bestimmte Nährstoffe zuführte, also durch eine Art chemischer Reizung. Er konnte so die Konjugation völlig unterdrücken. Aber schließlich — etwa in der 700. Generation — ging die Kultur doch zugrunde, und damit schien der Beweis für die Notwendigkeit der Verjüngung durch Konjugation geliefert zu sein. Auch diese Auffassung ist jedoch allem Anschein nach widerlegt, denn es ist später Woodruff gelungen, aus einem Individuum von Paramaecium aurelia eine Zucht zu gewinnen, die vom 1. Mai 1907 bis zum 1. November 1912 völlig lebensfrisch blieb, ohne daß Konjugation beobachtet, und ohne daß künstliche chemische Reizung angewendet wurde. Im Laufe der $5^1/_2$ Jahre war die 3340. Generation erreicht. Wäre es möglich gewesen, alle Nachkommen des Ausgangstieres weiterzuzüchten, so wäre die Zahl der Tiere der letztbeobachteten Generation 2^{3340} gewesen, und eine weitere Rechnung ergibt, daß die Masse dieser Tiere das 10^{1000}fache Volumen der Erde übertroffen hätte. Daß in Protozoenkulturen gelegentlich Depressionszustände auftreten, kann nicht bezweifelt werden, aber Zuchten wie die von Woodruff zeigen, daß ein notwendiges Altern der Generationen mit dem Endergebnis des unvermeidlichen Todes nicht erwiesen ist.

Ist nun also Weismanns Gedanke der potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen den gemachten Einwänden gegenüber siegreich geblieben, so fragt es sich, auf welcher Stufe der Organisation denn nun zum ersten Male der Tod, der notwendige, nicht der zufällige Tod! — in die Erscheinung tritt. Hier wollen wir uns der Betrachtungen entsinnen, die von uns über die Stufen der Individualität angestellt wurden. Es war von Pandorina die Rede, jener kugligen Geißelträgerkolonie, in der eine jede Zelle ohne Ausnahme durch Teilung wieder eine neue Kolonie bildet. Auch hier kann höchstens ein zufälliger Tod eintreten und die Kolonie vernichten, bevor es ihr gelingt, zur Fortpflanzung zu schreiten. Erst auf der von Volvox erreichten Entwicklungsstufe, nämlich mit der Sonderung von Körperzellen und Keimzellen, ändert sich die Sachlage. Die letzteren sind es, auf welche die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen übergeht, die Körperzellen aber sind von nun ab dem notwendigen Tode geweiht.

Die Notwendigkeit des Körpertodes wäre damit erkannt. Zu untersuchen bleibt jedoch, weshalb die Lebensdauer für verschiedene Organismen so sehr verschieden ist. Wieder ist es Weismann, der diese Frage in außerordentlich reizvollen Gedankengängen beantwortet hat, denen wir hier eine Weile folgen wollen. Er weist zunächst darauf hin, daß die Lebensdauer zweifellos in einer gewissen Beziehung zur Körpergröße steht. So besitzen die großen Bäume die längste Lebensdauer von allen Organismen der Erde. Man braucht dabei nicht nur an die Adansonien Afrikas zu denken, denen zum Teil ein Alter von 6000 Jahren zugeschrieben wird, oder an die Mammutbäume (Sequoia) Kaliforniens, auch unsere einheimischen Bäume liefern Beispiele dafür, so die tausendjährige Linde bei Neustadt in Württemberg.

Auch unter den Tieren gilt die Regel, daß die größten auch das höchste Alter erreichen. Von den großen Walen darf man annehmen, daß sie einige Jahrhunderte leben, die Elefanten werden 200 Jahre alt. Auch kann man leicht einige Reihen zusammenstellen, in denen Lebensdauer und Körpergröße ungefähr parallel laufen. Man denke an das 40 Jahre lebende Pferd, an die Amsel mit 18 Jahren Lebensdauer, die Maus mit 6 Jahren und endlich an manche nur ein paar Wochen lebende Insekten. Wenn aber Hecht und Karpfen das Alter des Elefanten erreichen, Katze und Kröte das des Pferdes, wenn eine höchstens faustgroße Seeanemone über 50 Jahre alt wird und Schwein und Flußkrebs dieselbe Lebensdauer haben, so erkennt man, daß es sicherlich nicht die Körpergröße allein ist, welche das Lebensmaß bestimmt. Auch im Pflanzenreiche sind leicht Gegenbeispiele zu finden. Man denke an das unscheinbare Torfmoospflänzchen, das, unten absterbend und vertorfend, oben aber ständig weiterwachsend wohl Jahrhunderte alt werden kann.

Trotz solcher Widersprüche liegt aber in dem Gedanken an eine Abhängigkeit der Lebensdauer von der Körpergröße etwas Richtiges. Denn so viel ist klar, daß schon der Aufbau des größeren Organismus mehr Zeit beansprucht als der des kleineren. „Niemand wird glauben, daß der Kolossalbau eines Elefanten in 3 Wochen aufgerichtet werden könnte, wie der einer Maus, oder gar in 1 Tag, wie der einer Fliegenlarve. Die Tragzeit eines Elefanten dauert nicht viel weniger als 2 Jahre und die Jugend desselben etwa 24 Jahre!" Dazu kommt, daß das erwachsene Tier mehr Zeit zur Erhaltung der Art braucht. Da die Flächen eines Tieres, also auch die ernährenden Flächen, nur im Quadrat des linearen Körperwachstums

sich vergrößern, das zu ernährende Körpervolum aber im Kubus, so wird ein Tier um so langsamer einen Überschuß von Nahrung über seinen eigenen Bedarf hinaus ansammeln und somit auch um so langsamer sich fortpflanzen, je größer es ist.

Als weiteren Faktor, der vielleicht die Lebensdauer mitbestimmen mag, nennt Weismann die verschiedene Geschwindigkeit, mit der die Lebensprozesse sich bei den verschiedenen Tierarten vollziehen. Schon Lotze sagt in seinem „Mikrokosmus": „Große und restlose Beweglichkeit reibt die organische Masse auf." Aber Weismann zeigt, daß auch hier wieder bedeutsame Ausnahmen zu machen sind. So übertreffen die schnellebenden Vögel die trägen Amphibien gleicher Körpergröße durchweg an Lebensdauer. „Man darf sich den Organismus nicht als einen Haufen Brennstoff vorstellen, der um so früher zu Asche zusammensinkt, je kleiner er ist und je rascher er brennt, sondern als ein Feuer, in das immer neue Scheite hineingeworfen werden können, und das so lange unterhalten wird, als es eben nötig ist, mag es nun schnell oder langsam brennen." Und so wirkt nach Weismann der schnellere Ablauf der Lebensprozesse dadurch verkürzend auf die Lebensdauer, daß er die Lebensziele des Organismus, die Reife und Fortpflanzung, schneller erreichen läßt. Die Lebensdauer erscheint ihm als eine wesentlich auf Anpassung an die äußeren Lebensverhältnisse beruhende Eigenschaft der Art, die von den die Entwicklung der Art bedingenden Faktoren gerade so „zweckmäßig" bestimmt wird wie jede andere Eigenschaft. Jede Organismenart hat infolgedessen diejenige Lebensdauer, die sie zur Erreichung ihres Lebenszieles braucht.

Worin aber besteht nun dieses Lebensziel? Offenbar in nichts anderem als in der Sicherung einer ausreichenden Nachkommenschaft, die im ganzen so groß sein muß, daß nach Abzug aller den Unbilden des Lebens zum Opfer fallenden Individuen doch noch mindestens ebenso viele übrig bleiben, wie zu ihrer Erzeugung nötig waren. Würde diese Bedingung nicht erfüllt, so wäre das Aussterben der Art die notwendige Folge. Vom Standpunkt des Artinteresses also müssen wir die Lebensdauer betrachten, wenn wir sie verstehen wollen. Im einfachsten Falle hat ein Organismus sein Lebensziel erreicht, wenn er die nötige Zahl von Nachkommen in die Welt gesetzt hat. Die Art hat dann kein Interesse mehr an der Erhaltung des Einzellebens, und in der Tat sehen wir viele Tiere, besonders Insekten, fast unmittelbar nach der Eiablage zugrunde gehen. Man denke nur an die Eintagsfliegen (Abb. 22), die gegen Abend der letzten Larvenhaut entschlüpfen, sich nach Erhärtung ihrer Flügel in die Luft erheben, worauf nach der Paarung sämtliche Eier auf einmal ausgestoßen werden. Wenige Stunden nach ihrem Ausschlüpfen ist dem Leben ein Ziel gesetzt. In denjenigen Fällen aber, wo zur Fortpflanzung eine Brutpflege hinzukommt, also die Sorge für die Aufzucht der Nachkommen, insbesondere für ihre Ernährung, da sehen wir die Lebensdauer entsprechend verlängert. Und so finden wir denn, daß alle Säugetiere und alle Vögel ihre Fortpflanzung weit überleben und daß auch Insekten mit Brutpflege länger leben als die frühzeitig sterbende Mehrzahl dieser Tiergruppe.

Damit ist nun allerdings nur der Endpunkt der Lebensdauer festgelegt, nicht aber die Dauer selbst, die wesentlich durch zwei weitere Faktoren bedingt ist, das ist die Länge der Jugendzeit und die Dauer der Reifezeit, d. h. von der Zeit, die das Individuum nötig hat, um die erforderliche Nachkommenschaft zu erzeugen. Dieser Punkt aber wird, wie Weismann dargelegt hat, sehr wesentlich

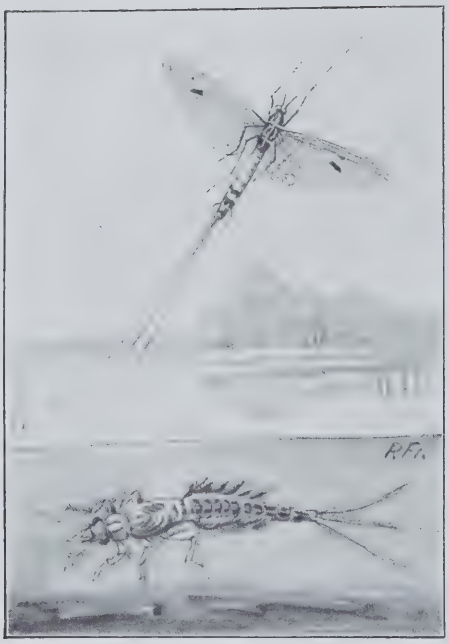


Abb. 22. Eintagsfliege und ihre Larve.

durch die äußeren Lebensbedingungen mitbestimmt. Zunächst muß man sich vergegenwärtigen, daß alle Organismen im hohen Grade der Zerstörung durch Zufälligkeiten ausgesetzt sind (Hunger, Kälte, Dürre, Nässe, Feinde, Krankheiten). Das Ergebnis ist, daß dauernd die Individuenzahl einer Art nach einem gewissen Durchschnittsprozentsatz (Zerstörungsziffer) reduziert wird. Je länger nun die Reifezeit einer Art dauert, desto mehr Individuen werden von diesem Reduktionsmechanismus erfaßt werden können und so ergibt sich der paradoxe Satz, daß man erwarten müßte, die Tendenz der Natur auf eine möglichste Abkürzung der Reifezeit und damit der Lebensdauer gerichtet zu sehen.

Entsprechen nun dem die Tatsachen? Anscheinend nicht! Die Vögel z. B. besitzen im allgemeinen eine auffallend lange Lebensdauer. Beispiele sind der weißköpfige Geier der Schönbrunner Menagerie, der ein Alter von 118 Jahren erreichte, oder der Aturen-Papagei, von dem die Indianer Alexander von Humboldt erzählten, man verstehe ihn deshalb nicht, weil er die Sprache des untergegangenen Aturenstammes spreche. Aber auch die kleinsten unserer heimischen Singvögel leben etwa 10 Jahre lang und es scheint also, als ob von einer möglichsten Abkürzung der Lebensdauer hier doch nicht die Rede sein könne. Bei näherem Überlegen erkennt man aber, daß bei den Vögeln gewisse andere Faktoren einer Abkürzung entgegenwirken. Die eine dieser Ursachen ist die starke Zerstörung, welcher die Brut ausgesetzt ist. Weismann hat es z. B. auf Grund gewisser Annahmen wahrscheinlich gemacht, daß ein Adlerpaar durchschnittlich nur alle 50 Jahre dazu gelangt, ein Paar Junge groß zu ziehen.

Der andere Faktor aber ist der auf den Flug berechnete Körper der Vögel, der eine große Fruchtbarkeit, durch welche die Zerstörung schon in kürzerer Zeit ausgeglichen werden könnte, völlig ausschließt. So legen Sturmvögel, Taucher, Lummen und andere Seevögel nur 1 Ei und brüten nur einmal im Jahre. Viele Raubvögel, Tauben, Kolibris pflegen 2 Eier zu legen, und nur schlechte Flieger, wie die Hühnervögel, bringen es bis gegen 20 Eier, die dann freilich auch ganz besonderen Gefahren ausgesetzt sind. Ist nun danach bei den Vögeln eine Steigerung der Fruchtbarkeit im allgemeinen nicht möglich, so gibt es kein anderes Mittel für die Erhaltung der Vogelarten als ein langes Leben.

Bei den Säugetieren liegen die Verhältnisse wesentlich anders als bei den Vögeln. Zunächst bewirkt die Verlegung der Embryonalzeit in den mütterlichen Körper, daß die Zerstörung der Jungen erst nach Ablauf der Embryonalentwicklung

beginnen kann, wozu dann weiter kommt, daß viele Säugetiere ihre Jungen auch noch längere Zeit beschützen und verteidigen. Sodann ist bei den kleineren und mittelgroßen Säugern die Fruchtbarkeit oft recht erheblich, wie die Beispiele von Maus, Kaninchen und Schwein zeigen mögen. In Übereinstimmung damit finden wir dann auch, daß die Säugetiere im allgemeinen in der Lebensdauer hinter den Vögeln zurückbleiben. Der Steinadler z. B., der in seinem Gewichte zwischen Hase und Fuchs steht, übertrifft diese beiden Säugetiere in der Lebensdauer um das Zehnfache. Und so zeigt ein Vergleich der Säugetiere und Vögel sehr gut, wie die Lebensdauer in der Tat sozusagen ein Produkt der Lebensverhältnisse der betreffenden Art ist.

Noch schlagendere Beispiele liefert dafür aber die Betrachtung der Insekten. Bei dieser Tiergruppe ist das Jugendalter bekanntlich im allgemeinen durch eine von der Endgestalt abweichende Form ausgezeichnet, die Larvenform, und dem Larvenleben kommt nun eine ganz verschiedene Dauer zu. Deutlich aber läßt sich erkennen, wie die Länge der Larvenzeit von den Daseinsbedingungen, insbesondere von der mehr oder weniger leichten Art des Nahrungserwerbes abhängig ist. Wo den Larven, wie es bei den Bienen der Fall ist, von den erwachsenen Tieren (Arbeitsbienen) eine hochwertige Nahrung (Honig und Blütenstaub) unmittelbar verabreicht wird, oder wo, wie bei manchen Fliegenmaden, die Larven sich in und an ihrem Futterstoffe — faulendem Fleische — entwickeln, da sehen wir die Larvenzeit auf wenige Tage beschränkt. Anders die Schmetterlingsraupen, die sich von Blättern ernähren und die statt der Tage Wochen brauchen, um ihr Wachstum zu beenden. Der als Raupe im Holze nagende Weidenbohrer hat eine Larvenzeit von 2—3 Jahren. Der Maikäfer, der als Engerling unterirdische Pflanzenteile verzehrt, hat seine Larvenzeit bereits auf 3—4 Jahre verlängert, während eine nordamerikanische Zikade sogar 17 Jahre im Zustande der Larve bleibt.

Noch auffallendere Unterschiede zeigt die Länge der Lebensdauer des ausgebildeten Insekts, des sogenannten „Imago". Verlängernd auf die Lebensdauer wirkt hier vielfach der Zustand der Keimzellen. Solche Insekten nämlich, deren Keimzellen (Eier und Samenzellen) nach Beendigung des Larven- bzw. Puppenzustandes noch nicht reif sind, müssen sich noch mehr oder weniger lange Zeit ernähren, um die Eiablage zu erreichen. Wo dagegen, wie bei vielen Eintagsfliegen, Paarung und Eiablage sich fast unmittelbar an das Larvenstadium anschließt, da ist das Imagoleben auf wenige Stunden beschränkt. Verlängerte Lebensdauer hängt auch, wie schon früher erwähnt, häufig mit der Brutpflege zusammen. So behütet die weibliche Maulwurfsgrille die abgelegten Eier noch mehrere Wochen lang, und wo die Weibchen die Eier in kunstvolle Bauten ablegen und die Larven dauernd mit Nahrung versorgen, wie bei den einzeln lebenden Bienen, regelt sich ihre Lebensdauer demgemäß. Die Männchen haben in solchen Fällen, weil sie nach der Paarung überflüssig werden, nur viel begrenztere Lebenszeit. Wo, wie bei den Honigbienen, das ganze Bestehen des Bienenvolkes von der Eiproduktion eines einzigen Weibchens, der Königin, abhängt, finden wir deren Lebensdauer gar auf 2—3, seltener 5 Jahre verlängert, während die Arbeitsbienen, teils infolge ihrer starken Abnutzung, teils infolge ihrer leichteren Ersetzlichkeit im Sommer nur 5—6 Wochen, die Männchen (Drohnen) etwa 4—5 Monate leben. Dabei ist bemerkenswert, daß bei den Arbeite-

rinnen sich sogar ein Instinkt entwickelt hat, die Lebensdauer der Drohnen durch die „Drohnenschlacht" gewaltsam abzukürzen. Bei den Ameisen fällt den Weibchen eine ähnliche Aufgabe zu, wie der Bienenkönigin, und wir sehen sie deshalb auch durch Jahre hindurch leben. Es ist Lubbock in seinen künstlichen Ameisennestern gelungen, Ameisenköniginnen sogar 7 Jahre lang am Leben zu erhalten, ebenso Arbeitsameisen, während die nach der Paarung entbehrlichen Männchen nie länger lebten als einige Wochen.

Die Zahl der Beispiele ließe sich noch ins Endlose vermehren. Aber das Angeführte wird genügen, um zu zeigen, daß nicht ein allgemein-biologisches „Gesetz der Abnutzung" die Dauer des Lebens beherrscht, sondern daß die Natur ganz nach Bedarf das Leben verlängert oder verkürzt, immer unter Berücksichtigung der besonderen Verhältnisse und mit dem einzigen Ziele der Erhaltung der Art durch ausreichende Nachkommenschaft. Im ganzen aber, so darf man sagen, unterliegt auch die Lebensdauer dem großen Gesetze der Sparsamkeit, das nicht gestattet, irgendwo auf die Dauer Aufwände zu machen, die sich nicht in irgendeiner Weise als notwendige Ausgaben rechtfertigen lassen. Die spezifische Lebensdauer der Organismen ist damit zu nichts anderem geworden als alle übrigen Zweckmäßigkeiten, die wir an den Lebewesen beobachten. Die Frage nach der Herkunft der Zweckmäßigkeit aber ist eine Frage, die sich nicht nur auf die Lebensdauer bezieht. Auf sie soll hier deshalb noch nicht näher eingegangen werden.

Während der Tod der Individuen sich durch solche Überlegungen als eine Zweckmäßigkeitseinrichtung zu erkennen gibt, liegt noch ein tiefes Dunkel über der Frage des Artentodes. Auch den Arten hat man versucht, eine bestimmte Lebensdauer zuzuschreiben, und in der Tat sind ja viele Arten und Artengruppen, ganze Gattungen, Familien oder noch höhere Gruppen im Laufe der Erdgeschichte ausgestorben, ohne Nachkommen zu hinterlassen. Als Beispiele seien unter den Reptilien die Ichthyosaurier, von den Krebstieren die Trilobiten und von Mollusken die Ammoniten genannt. Ihnen gegenüber stehen andere, die sich als Dauertypen durch Zeiten von fabelhafter Länge erhalten haben. Man denke an den Armfüßer (Brachiopoden) Lingula, der sich vom Kambrium ab bis in unsere Zeit erhielt, oder an die silurische Gattung Nautilus, von der wenige Arten noch heute den indopazifischen Ozean bewohnen, oder an unseren Igel, der bereits im mittleren Tertiär (Untermiozän) auftrat und die älteste der heute lebenden Säugetierarten ist.

Worauf die hohe Widerstandsfähigkeit solcher Dauerformen beruht, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Man gewinnt aber den Eindruck, daß es sich im allgemeinen um Lebewesen von ausgeprägt konservativem Charakter handelt, ein Umstand, der allerdings in merkwürdigem Gegensatz steht zu der naheliegenden Vorstellung, daß umgekehrt das Aussterben auf zu geringer Anpassungsfähigkeit des betreffenden Organismus beruht. Jedenfalls ist diese letztere Auffassung, wenn sie auch oft zutreffen mag, nicht von allgemeiner Bedeutung. In einzelnen Fällen ist die Ursache des Aussterbens mit ziemlicher Sicherheit zu erkennen. Wenn z. B. bei der jungtertiären Katzenart Machairodus die Eckzähne, deren Vergrößerung anfangs wohl vorteilhaft war, sich schließlich monströs verlängerten, oder wenn sich beim Riesenhirsch (Cervus giganteus) ein über 3 Meter spannendes Geweih ausbildete, so dürfen wir wohl aus diesem aus inneren Ursachen fließenden Über-

maß der Entwicklung den Tod dieser Arten erklären. Wie in diesen Fällen einzelne Organe durch übermäßige Ausbildung unzweckmäßig werden, so können auch die Organismen als Ganzes einer fortgesetzten Vergrößerung unterliegen. Diese Erscheinung des Riesenwuchses scheint eine weitere Ursache des Aussterbens für manche Gruppen gewesen zu sein. Erinnert sei an die Ammoniten, von denen über 4000 Arten bekannt sind. Keine dieser Arten hat jedoch die Kreidezeit überlebt, und gerade unter den jüngsten von ihnen finden wir Riesenformen. Als weitere Beispiele seien die riesenhafte Entwicklung der zu den Amphibien gehörenden und in der Trias aussterbenden Stegozephalen und die Neigung der tertiären Säugetiere zur Vergrößerung ihrer Körpermaße genannt. Wenn nun auch, wie das Beispiel der heutigen Wale zeigt, Riesenwuchs nicht unter allen Umständen schädlich werden muß, so bedeutet er doch sicherlich im allgemeinen eine Erschwerung der Beweglichkeit und der Ernährung. Bei vorhandener starker Konkurrenz kann er deshalb sehr wohl zum Aussterben geführt haben. Die Ammoniten der Kreidezeit lassen außer Riesenwuchs noch eine weitere Veränderung erkennen, die wohl als Degenerationserscheinung angesehen werden kann. Es ist die Bildung der sogenannten „Nebenformen". Während das normale Ammonitengehäuse eine geschlossene Spirale darstellt, zeigen diese Formen die Neigung, die geschlossene Form aufzugeben. Zuerst löst sich die Wohnkammer ab, ihr folgen nach und nach die inneren Windungen, bis sich schließlich das Gehäuse stabförmig streckt. Auch können die normalerweise in einer Ebene liegenden Windungen sich turmförmig erheben wie bei vielen Schnecken. Während in der Jurazeit solche Zerrformen noch selten waren, haben sie der Ammonitenfauna der Kreidezeit ihr besonderes Gepräge gegeben, und wenn wir von nun ab diese Tiergruppe ganz vermissen, so liegt der Gedanke nahe, daß wir es bei dieser Zerrformenbildung mit einer aus irgendwelchen inneren Ursachen aufgetretenen Degenerationserscheinung alternder Arten zu tun haben.

Ohne Zweifel haben auch Massenvernichtungen durch Krankheiten, Feinde, Überschwemmungen, vulkanische Ausbrüche u. a. zum Aussterben einzelner Arten geführt. Wenn z. B. der Ausbruch des Krakatau im Jahre 1883 die ganze Lebewelt dieser Sundainsel vernichtet hat, so besteht die Möglichkeit, daß damit auch die eine oder andere, anderswo nicht vorkommende Art vernichtet worden ist. Dergleichen Katastrophen aber werden auch in der Vorzeit eine Rolle gespielt haben. Und was die Ausrottung durch Feinde betrifft, so braucht man nur an die verhängnisvolle Rolle zu erinnern, die der Mensch gespielt hat und noch spielt, an die Ausrottung des Riesenalken, der Stellerschen Seekuh, des Quagga und des Tarpans. Wie in diesen Beispielen der Mensch, so können in längst vergangenen Zeiten auch andere Feinde den schwächeren Arten das Grab gegraben haben.

III. Stoff- und Energiewechsel.

A. Die Erscheinungen des Aufbaues bei der Pflanze.

Es wird keinem Widerspruche begegnen, wenn wir unter allen im ersten Kapitel zusammengestellten Lebenserscheinungen den Stoffwechsel als etwas besonders Grundlegendes bezeichnen und eine weitere Vertiefung unserer Auffassung vom Leben deshalb zunächst durch einen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Stoffwechselvorgänge zu erreichen suchen. Ebenso widerspruchslos wird es bleiben, wenn wir den Stoffwechsel der Pflanzenwelt an den Anfang unserer Betrachtung stellen, denn letzten Endes hängt Tier- und Menschenleben ja doch durchaus vom Pflanzenleben ab. Den tierischen Wesen ist es eben versagt, aus einer einfachen Kohlenstoffverbindung, wie dem Kohlendioxyd, organische Substanz und damit den eigenen Körper aufzubauen, und dadurch ist ihre Abhängigkeit vom Pflanzenleben gegeben. So beginnen wir also unsere Betrachtungen mit der Ernährung der höheren Pflanze.

Die Erkenntnis der grundlegenden Fähigkeit der grünen Pflanze, Kohlendioxyd zu assimilieren, ist der Wissenschaft nicht mühelos in den Schoß gefallen. Aus der Beobachtung, daß in dem durch Zerfall abgestorbener Pflanzenteile entstandenen „Humus" höhere Pflanzen besonders gut gedeihen, schien ja deutlich hervorzugehen, daß hier eine reiche Nahrungsquelle fließt; und was lag näher als anzunehmen, daß nicht nur Salze, sondern auch die Kohlenstoffverbindungen mittels der Wurzeln dem Humus entnommen werden. Diese in ihrem zweiten Teile falsche „Humustheorie" zu beseitigen, ist nicht leicht gewesen. Obwohl schon zwei Zeitgenossen des genialen Lavoisier, nämlich der Engländer Priestley und der Holländer Ingenhousz, erkannten, daß die Laubblätter im Sonnenlichte Kohlendioxyd aufnehmen und es unter Sauerstoffausscheidung zersetzen, und der treffliche Pflanzenphysiologe Saussure in Genf dann um die Wende des 18. Jahrhunderts dieses nicht nur bestätigte, sondern auch bewies, daß die Blätter in der Tat den gesamten für die Pflanze notwendigen Kohlenstoff auf diese Weise beschaffen, stießen diese fundamentalen Feststellungen noch lange Zeit auf völlige Gleichgültigkeit, ein Beispiel für das so oft beobachtete geistige Beharrungsvermögen der großen Masse, für ihre fast grundsätzliche Ablehnung neuer Bahnen des Denkens. Erst eines Justus v. Liebig bedurfte es, um die Humustheorie zu stürzen und die neue Lehre durchzusetzen, wonach die höhere Pflanze alle organischen Verbindungen auf Grund der Assimilation des Kohlendioxyds in den Blättern erzeugt, während die dazu nötigen Salze durch die Wurzeln dem Erdboden entnommen werden. Sehr viel haben zur Anerkennung dieser Erkenntnis die sogenannten „Wasserkulturen", d. h. Kulturen in Lösungen von Nährsalzen, beigetragen, welche seit Liebig in ausgedehnter Weise zur Untersuchung der Pflanzenernährung dienten. Gelang es doch, Pflanzen statt im Erdboden in einer passend zusammengesetzten Salzlösung ganz normal gedeihen zu lassen, ohne daß auch nur eine Spur einer Kohlenstoffverbindung in dieser Lösung enthalten war.

Durch diese Erkenntnis war die Aufgabe der Wurzel nun dahin abgegrenzt, daß sie die Elemente Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Chlor, Kalium, Kalzium, Magnesium und Eisen, in besonderen Fällen auch noch Natrium oder Silizium als Salzlösung aus dem Boden aufzunehmen habe. Alle diese Stoffe hatte man, seitdem die Agrikulturchemiker durch zahllose Aschenanalysen die Baustoffe der Pflanze kennenzulernen gesucht hatten, auch in der höheren Pflanze vorgefunden. Nur den Stickstoff vermißt man in der Pflanzenasche, weil er in Gestalt flüchtiger Verbindungen bei der Verbrennung entweicht. Man erhielt jedoch eine für die Ernährung der meisten Landpflanzen passende Nährlösung, indem man die genannten Elemente unter Einbeziehung des Stickstoffs in Gestalt von Salzen unter Beachtung gewisser Mengenverhältnisse in Wasser löste. Am besten hat sich bei solchen Wasserkulturversuchen, die seitdem ein wichtiges Forschungs- und Lehrmittel geworden sind, die Knopsche Nährlösung bewährt, bestehend aus 4 Gewichtsteilen Kalksalpeter und je einem Gewichtsteil Kalisalpeter, saurem phosphorsauren Kalium und schwefelsaurem Magnesium (Bittersalz). Wenn man hiervon eine 0,1—0,2prozentige Lösung herstellt und noch eine Spur Eisensalz, z. B. Eisenchlorid oder Eisenvitriol, hinzufügt, so gelingt es bei zahlreichen Pflanzenarten, sie unter Umständen bis zur Fruchtreife zu bringen. Bedingung ist nur, das Glasgefäß, in welchem die Nährlösung mit den Wurzeln sich befindet, kühl und dunkel zu halten, sowie gut zu durchlüften.

Die Kultur in Nährlösung erlaubt, durch Fortlassung gewisser Stoffe die Frage zu prüfen, welche Bedeutung die einzelnen Stoffe haben. Ein leicht feststellbares Ergebnis ist, daß das Fehlen des Eisens zur „Bleichsucht" der Pflanze führt, daß also Eisen für die Bildung des Chlorophylls notwendig ist, obwohl es übrigens im fertigen Blattgrün nicht vorkommt. Die Fortlassung anderer Stoffe gab keine so typischen Ausfallserscheinungen. Doch zeigte sich, daß Pflanzen ohne Kalium oder Magnesium oder Kalzium bald eingingen und daß keines dieser Elemente etwa durch ein anderes ersetzt werden konnte. Neuerdings hat man erkannt, daß von größter Wichtigkeit für das Gedeihen der Pflanzen nicht nur die Gegenwart gewisser Salze, sondern auch ein gewisses Mengenverhältnis ist. So rufen z. B. gewisse Magnesiummengen schädliche Wirkungen hervor, die aber von entsprechenden Kalkmengen aufgehoben werden. Auch schädliche Kochsalzwirkungen ließen sich durch Kalkzusatz beseitigen.

Ein großes Verdienst von Liebig besteht darin, daß er die Landwirtschaft gelehrt hat, aus solchen Erkenntnissen praktische Folgerungen von allergrößter Bedeutung zu ziehen. Er zeigte, daß es nötig sei, die dem Boden durch die Ernte entzogenen Mineralstoffe durch Düngung mit besonders Kalium, Phosphor und Stickstoff enthaltenden Salzen wieder zu ersetzen, und daß die bis dahin übliche Stallmistdüngung hierfür unzureichend sei. Seitdem sind die „Abraumsalze" der Steinsalzlager, die hauptsächlich Kalium und Magnesium enthalten, der Guano, der außer phosphorsaurem Kalk noch Stickstoffverbindungen enthält, der Natron- oder Chilesalpeter als Stickstofflieferant wichtige „künstliche" Düngemittel geworden. Dazu sind später noch vor allem das Thomasphosphat, eine Abfallschlacke der Eisenindustrie, und das schwefelsaure Ammoniak (also eine Stickstoffverbindung) als Nebenprodukt der Kokerei hinzugekommen. Nachdem es den Chemikern gelungen ist, auch den Luftstickstoff nach verschiedenen Methoden chemisch zu binden — haupt-

sächlich als Salpetersäure und als Ammoniak —, ist eine unbegrenzte Stickstoffquelle für die „Kunstdüngung" erschlossen.

Alle Stoffe, welche die Wurzel dem Erdboden entnehmen soll, müssen sich in gelöstem Zustande befinden. Im nicht gedüngten Naturboden sind es die durch Verwitterungsprozesse zu Gesteinsschutt, Lehm, Sand usw. umgewandelten Gesteine, welche das Material liefern. Dabei spielt die Kohlensäure als Zersetzungs- und Lösungsmittel eine wichtige Rolle, in erster Linie die Kohlensäure der Bodenfeuchtigkeit, sodann aber auch wohl das von den Pflanzenwurzeln bei der Atmung ausgeschiedene Kohlendioxyd. Julius Sachs hat entdeckt, daß die Wurzelspitzen deutlich Säure ausscheiden, was sich sowohl durch blaues Lackmuspapier, wie auch durch eine polierte Marmorplatte, an der Wurzeln entlang wachsen, beweisen läßt. Das Papier wird rot und die Marmorplatte wird angeätzt. Hierbei dürften jedoch auch saure Salze im Spiele sein, welche von den Wurzelzellen ausgeschieden werden. Jedenfalls ist so viel sicher, daß sich die Wurzel aktiv an der Lösung der aufzunehmenden Stoffe beteiligt.

Abb. 23.
Osmoseversuch zur Veranschaulichung der Saugwirkung der Wurzelhaare.

Wie nun die Aufnahme der — übrigens sehr verdünnten — Salzlösungen des Bodens in die Wurzelzellen stattfindet, davon gibt der folgende Versuch eine gute Vorstellung. Man füllt eine aus Pergamentpapier hergestellte Hülse, wie sie auch für Dialyseversuche der Chemiker benutzt wird, mit einer starken Salzlösung, schließt die Hülse durch einen durchbohrten Pfropfen mit engem Glasrohr ab und hängt sie in Wasser oder eine sehr verdünnte Salzlösung. Dann sieht man, wie die Lösung im engen Glasrohr sehr bald steigt (Abb. 23). Die Erklärung liegt darin, daß zwei aneinandergrenzende Lösungen von verschiedener Konzentration das Bestreben haben, ihre Konzentration durch „Diffusion" auszugleichen. Sind diese Lösungen jedoch durch eine „halbdurchlässige" Membran getrennt, d. h. eine solche, die für Wasser leicht, für die gelösten Molekeln aber schwer durchlässig ist, so findet eine „Wasseranziehung" nach der Seite der konzentrierteren Lösung statt. Diese Erscheinung, gewissermaßen eine abgeänderte Diffusion, heißt Osmose. Unsere Pergamenthülse mit ihrem gewissermaßen als Manometer dienenden Rohr wollen wir eine „osmotische Zelle" nennen.

Derartige osmotische Zellen sind nun auch die älteren Pflanzenzellen. Zwar ist im allgemeinen die Zellulosewandung für alle Stoffe ziemlich leicht durchlässig.

Aber eine ältere Pflanzenzelle besitzt im Innern ihres Protoplasmas einen mit „Zellsaft", einer Lösung von Salzen und anderen Stoffen, erfüllten Raum (Vakuole); das Protoplasma selbst ist auf eine der Zellwand anliegende Schicht beschränkt und stellt, solange es lebt, eine halbdurchlässige Membran dar. Legt man solche Zellen, z. B. Algenfäden, in hochkonzentrierte Salzlösungen, so schrumpft der Proto-

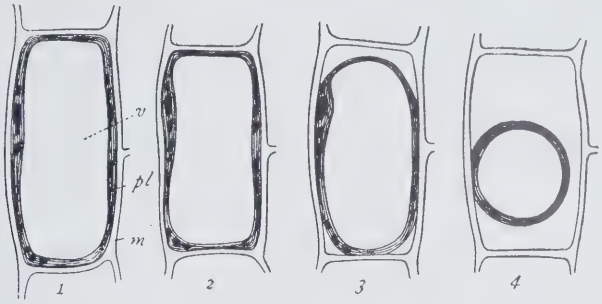


Abb. 24. Plasmolyse einer Pflanzenzelle.
Verhalten 1) in Wasser, 2) in 4% Salpeterlösung, 3) in 6% Salpeterlösung, 4) in 10% Salpeterlösung. m Zellhaut, pl Protoplasma, v Vakuole (n. de Vries).

plasmaschlauch, indem die Salzlösung dem Zellsaft Wasser entzieht. Das ist die Erscheinung der „Plasmolyse" (Abb. 24). Legt man umgekehrt die Zellen wieder in Wasser, so zieht der Zellsaft Wasser aus der Umgebung an und der Protoplasmaschlauch wird wieder gespannt. Bei allen nicht verholzten Pflanzenteilen beruht die Festigkeit auf einer solchen Spannung (einem „Turgor") der Zellen durch den Zellsaft, das Welken auf einer zu starken Wasserabgabe des Zellsaftes und dadurch bewirkte Verringerung der Zellenspannung, was durch Einlegen in Wasser sich beheben läßt. Die Aufnahme der verdünnten Nährsalzlösung des Erdbodens in die Oberhautzellen der jüngeren Wurzelteile (Abb. 25), insbesondere in die haarartig verlängerten Zellen, welche oft die Erdpartikelchen geradezu umspinnen, erklärt man sich nun ebenfalls als eine Saugwirkung des hochkonzentrierten Zellsaftes dieser Haarzellen. Unsere osmotische Pergamentzelle kann geradezu als ein Modell eines Wurzelhaares angesehen werden, das aus seiner Umgebung eine schwache Salzlösung ansaugt. Auf ähnlicher Osmosewirkung muß auch die Weitergabe der aufgenommenen Nährstoffe von Zelle zu Zelle beruhen, wie überhaupt die Osmose überall im Pflanzen- und Tierkörper eine wichtige Methode für den Stoffverkehr zwischen den Zellen ist. Auch das sogenannte „Wahlvermögen" der Pflanzenwurzel gegenüber den ihr im Erdboden dargebotenen Nährsalzen, die oft in ganz anderem Verhältnis in die Zelle eintreten, als sie sich im Bodenwasser vorfinden, ist wohl letzten Endes als Osmosewirkung zu deuten.

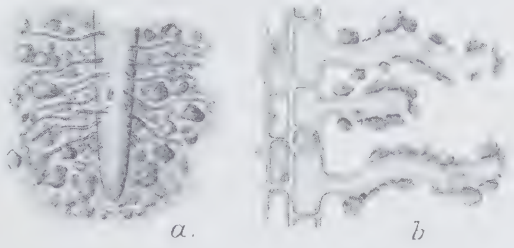


Abb. 25. a Wurzelspitze mit Wurzelhaaren im Erdboden, b drei Wurzelhaare mit ihrem Protoplasmaschlauch, stärker vergr.

Wenn die Wurzelzellen — nach unserer Annahme — Salzlösung nach innen von Zelle zu Zelle weitergeben, so kommt diese Lösung schließlich in das Bereich der in der Achse der Wurzel verlaufenden feinen Röhrchen, welche die Botaniker Gefäße oder Tracheen nennen (Abb. 26). Sie sind durch Verschmelzung von reihenförmig geordneten Zellen entstanden und statt mit Protoplasma mit Nährlösung gefüllt, und zwar, wie man notwendig annehmen muß, durch die Tätigkeit

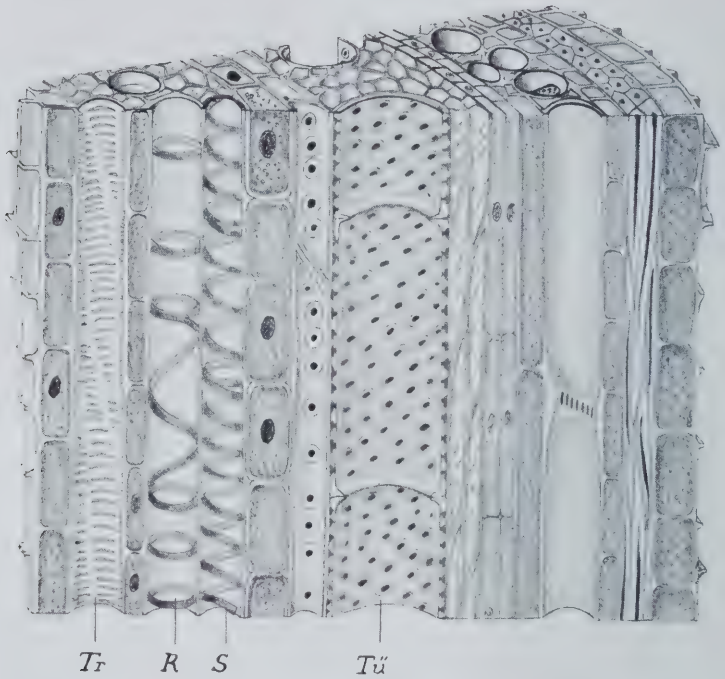


Abb. 26. Idealer Durchschnitt durch ein Gefäßbündel einer zweikeimblättrigen Pflanze. Die röhrenförmigen „Gefäße" weisen verschiedenartige Wandverdickungen auf, denen sie ihren Namen verdanken. Tr Treppengefäß, R Ringgefäß, S Spiralgefäß, Tü Tüpfelgefäß.

der Wurzelzellen, welche diese Nährlösung mittels ihres Turgors in die Gefäße gepreßt haben. Schneidet man im Frühjahr den Stengel einer kräftig wachsenden Pflanze über der Wurzel ab, so sieht man bald aus den geöffneten Gefäßen einen Saft austreten, der in einer mittels Schlauch auf den Stumpf befestigten Glasröhre oft mehrere Meter hoch steigt und damit beweist, daß ein nennenswerter Druck ihn heraustreibt. Dieser sogenannte „Wurzeldruck" ist offenbar nichts anderes als die Summe der Druckwirkungen, welche durch die Osmosevorgänge an den Wurzelzellen erzeugt sind. Er ist die eine der beiden bis jetzt bekannten Kräfte, welche das Saftsteigen in den Stengeln und Stämmen bewirkt.

Die zweite Ursache des Saftsteigens ist die Transpiration, d. h. die Verdunstung des Wassers aus den Blättern (Abb. 27). Heute wissen wir, daß diese Verdunstung hauptsächlich aus den Spaltöffnungen (Abb. 28) stattfindet, die entweder beide Seiten der Blätter bedecken (z. B. bei den Monokotyledonen) oder nur die Unterseite der Blätter (bei vielen Dikotyledonen), selten nur die Oberseite (bei den Schwimm-

blättern der Wasserpflanzen). Die beiden Zellen, von denen sie eingeschlossen sind, die Schließzellen, sind in ihrem Turgor vom Licht abhängig, indem sie im Lichte sich stärker krümmen und die Spaltöffnung erweitern, im Dunkeln aber erschlaffen und den Spalt verengen. Ebenfalls verengend wirkt natürlich starke Verdunstung des Wassers aus den Blattzellen. Da die Spaltöffnungen nun mit einem System von lufthaltigen Hohlräumen zwischen den Zellen (Interzellularräumen), die die ganze Pflanze durchziehen, in Verbindung stehen, so bedeutet ihre Verengung und Erweiterung ein Mittel zur Regelung der Wasserverdunstung aus den zartwandigen Zellen im Innern des Blattes. Die unmittelbare Verdunstung aus der Blattoberhaut ist durch Verdickung der äußeren Zellwände stark herabgesetzt. Daß es tatsächlich die Spaltöffnungen sind, aus denen der Wasserdampf hauptsächlich entweicht, ist durch verschiedene Versuche einwandfrei festgestellt.

Abb. 27. Zwei Versuche zum Nachweis der Transpiration. Links: Hebung einer Quecksilbersäule. Rechts: Messung des Wasserverbrauchs durch Wägung.

Obwohl die Spaltöffnungen selbst nur eng sind, ist ihre Gesamtwirkung doch recht beträchtlich, und zwar infolge ihrer großen Zahl, welche 300 bis 400 und mehr auf einen Quadratmillimeter der Blattfläche betragen kann. Hales hat schon berechnet, daß eine einzige Sonnenblumenpflanze von 9 Quadratmeter Gesamtblattfläche an einem trockenen Tage 0,85 Kilogramm Wasser abgab. Nach Haberlandt verdunstet sie im Laufe eines Sommers 66 Kilogramm Wasser. 1 Hektar Buchenwald verdampft jährlich so viel Wasser, daß dieses angesammelt den Boden mit einer Schicht von 123—228 Millimeter Höhe bedecken würde. Es ist nun schon Hales klar gewesen, daß auch in der Transpiration eine Kraftquelle für die Hebung des unverarbeiteten Nahrungssaftes von der Wurzel her zu erblicken ist, und durch mancherlei Versuche läßt sich das beweisen und erläutern (Abb. 27). Die Einzelheiten dieses Vorganges haben wir uns wohl so vorzustellen, daß der Zellsaft in den das Wasser zunächst unmittelbar an die Luft abgebenden Zellen sich konzentriert, daß er auf diese Weise verdünntere Lösung aus Nachbarzellen ansaugt, und daß schließlich die in den feinsten Blattadern endenden Gefäße ihren Inhalt in die angrenzenden Zellen übertreten lassen müssen. Also wie in der Wurzel: osmotischer Stofftransport von Zelle zu Zelle. Während nun das Wasser unausgesetzt aus den Blattzellen verdunstet, häufen sich die Nährsalze fortgesetzt in den Blättern an, um dort zu Zellbaustoffen verarbeitet zu werden.

Während die Transpiration in ihren Einzelheiten leidlich geklärt erscheint, gilt das noch nicht von einer anderen Art der Pflanze, sich des „Transportwassers", das Nährsalze befördert hat, zu entledigen. Diese Methode besteht in einer Ausscheidung von Wassertropfen, Guttation genannt, und zwar vor allem am Blattrand. Gewöhnlich dienen dazu besondere, den Spaltöffnungen ähnelnde Poren, die Wasserspalten. Besonders im Tropenwalde mit seiner hohen Luftfeuchtigkeit ist diese Wasserausscheidung weit verbreitet, aber auch an manchen Pflanzen der gemäßigten Zone ist sie zu beobachten.

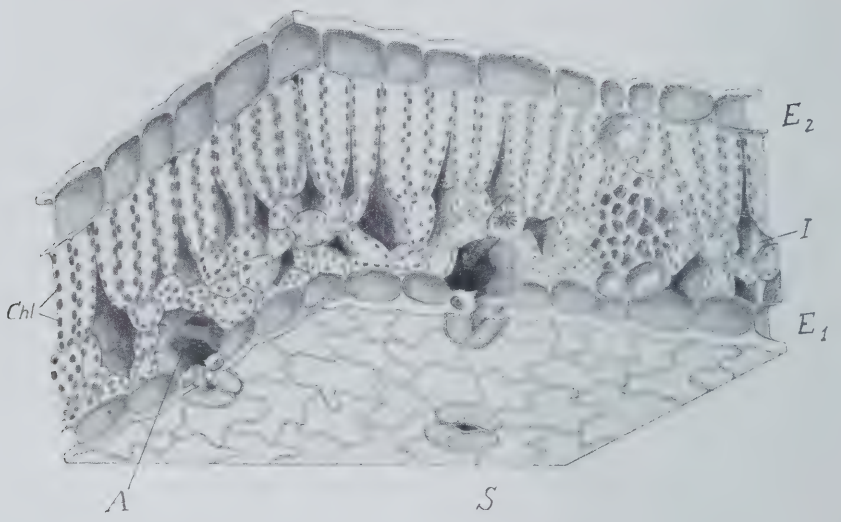


Abb. 28. Stück eines Buchenblattes, stark vergr. Unten die Oberhaut E_1 (Epidermis) der Blattunterseite mit Spaltöffnung in Flächenansicht und zwei durchschnittenen Spaltöffnungen, jede derselben von zwei Schließzellen S begrenzt. Darüber Atemhöhle A, die mit den Interzellularräumen I des Schwammgewebes und des Palissadengewebes zusammenhängt. Chl Chlorophyllkörperchen. Oben die Oberhaut (E_2) der Blattoberseite ohne Spaltöffnungen.

Nachdem wir in großen Zügen die Aufnahme der mineralischen Nährstoffe durch die Pflanzenwurzeln kennengelernt haben, wenden wir uns zu der Frage nach der Entstehung der organischen Verbindungen in der Pflanze. Wie schon gesagt wurde, knüpft sich die Erkenntnis, daß das Luftmeer für die grüne Pflanze die einzige Kohlenstoffquelle ist, an die Namen Priestley, Ingenhousz und Saussure. Trotz der geringen Menge von Kohlendioxyd, die wir in den unteren Schichten der Atmosphäre finden — etwa 3 Liter in 10000 Litern Luft —, stammten aus diesem Gase die mehr als 50% Kohlenstoff, die der Pflanzenkörper aufweist. Schon Saussure hat Pflanzen in Luft kultiviert, welche künstlich des Kohlendioxyds beraubt war und hat festgestellt, daß diese Pflanzen dann das Wachstum einstellten. Untersucht man die Blätter solcher Pflanzen mittels Jodlösung auf das Vorhandensein von Stärke, so vermißt man die Stärke völlig, während Blätter, welche gewöhnlicher Luft ausgesetzt waren, eine deutliche Stärkereaktion ergeben. Vergleicht man ferner Blätter, welche in kohlensäurehaltiger Luft dem Sonnenlichte zugänglich waren, mit solchen, die im Dunkeln gehalten wurden, so findet man, daß aus den

letzteren die Stärke wieder — offenbar in gelöstem Zustande — fortgeführt ist, daß die Bildung der Stärke also nur unter Mitwirkung des Lichtes stattfindet. Unterwirft man ferner geeignete Blätter nach der Belichtung der mikroskopischen Untersuchung, so findet man bei Jodzusatz die an der Blaufärbung leicht zu erkennenden Stärkekörnchen stets in den durch Chlorophyll grün gefärbten Körperchen der Zellen, den Chlorophyllträgern (Abb. 28). Und legt man ein gelbgeflecktes Laubblatt, wie es bei manchen Pflanzen, z. B. beim Holunder, beim Eschenahorn usw. vorkommt, nach der Entfärbung durch Alkohol in Jodlösung, so färbt sich, dem ebengenannten mikroskopischen Befunde entsprechend, nur derjenige Teil des Blattes, welcher Chlorophyll enthielt, durch das Jod blauschwärzlich.

Abb. 29. Die Sprosse der Wasserpest scheiden bei Belichtung Sauerstoff ab.

Schon aus solchen leicht ausführbaren und einfachen Versuchen ergeben sich alle wesentlichen Bedingungen für die Bildung der Stärke in den Blättern, nämlich die Gegenwart von Kohlendioxyd, Licht und Chlorophyllträgern. Letztere, bzw. die Zellen, denen sie angehören, sind die Laboratorien, in welchen das Kohlendioxyd zu Kohlehydrat verarbeitet wird; das Sonnenlicht liefert die für diesen Vorgang nötigen Energiemengen. Die Fortführung der Stärke ($C_6H_{10}O_5$) aus den Blättern während der Nacht erklärt sich durch Umwandlung in den leicht löslichen Traubenzucker ($C_6H_{12}O_6$), der in den wachsenden Teilen der Pflanze ein wichtiger Nährstoff ist und dort beispielsweise zum Aufbau der aus Zellulose ($C_6H_{10}O_5$) bestehenden Zellwand dient. Zuckerbildung geht übrigens bei der Assimilation des Kohlendioxyds in den grünen Blättern auch der Stärkebildung voraus. Er ist nur nicht so leicht nachzuweisen wie die Stärke, in die er verwandelt wird, sobald die Assimilationstätigkeit den augenblicklichen Bedarf der Pflanze an Zucker überschreitet. Die Stärke ist also sozusagen eine ruhende Form des durch die Assimilation entstandenen Kohlehydrats, sie ist Reservestoff, während der Zucker die ursprüngliche und bewegliche Form ist, die nun, soweit sie nicht schon in den Blattzellen selbst weiter verarbeitet wurde, fortgeleitet wird zu den Orten des Verbrauchs.

Der Vorgang der Kohlendioxydassimilation liefert aber außer seinem Hauptprodukte, dem Zucker, noch ein wichtiges Nebenprodukt, und dieses Nebenprodukt war es, durch das Scheele, Priestley und Lavoisier, die drei berühmten Entdecker des Sauerstoffs, auf diesen grundlegenden Vorgang aufmerksam wurden. Ihnen fiel nämlich auf, daß die Pflanzen bei Tage nicht, wie die Tiere, die Luft verschlechtern, sondern daß sie diese vielmehr verbessern. Priestley z. B. fand, daß die in den Blasen des Blasentangs enthaltene Luft Verbrennungen besser unterhält als die gewöhnliche Luft, falls dieser Tang längere Zeit von der Sonne beschienen war. Die Versuchsanordnung, durch welche man heute diese wichtige Erscheinung meistens demonstriert, ist die folgende. Unter einem Trichter, besser noch unter eine mit kurzem Gasableitungsrohr versehene Glasglocke, welche in ein weites Zylinderglas mit Kohlensäure enthaltendem Wasser eingesenkt ist, bringt man zahlreiche Sprosse einer Wasserpflanze, z. B. der Wasserpest; über das Ableitungsrohr stülpt man ein mit Wasser gefülltes Reagenzrohr (Abb. 29). Belichtet man diesen Apparat, so steigen aus den Wunden der Wasserpestsprosse Bläschen auf, die sich im Reagenzrohre sammeln, und die sich als fast reiner Sauerstoff erweisen, durch den man z. B. einen glimmenden Holzspan entflammen kann. Andere Versuchsanordnungen beweisen, daß der Raum, den der abgeschiedene Sauerstoff einnimmt, ebenso groß ist, wie der des verbrauchten Kohlendioxyds, daß also aus 1 Kubikzentimeter Kohlendioxyd 1 Kubikzentimeter Sauerstoff entsteht. Aus solchen Untersuchungen hat sich ergeben, daß die Kohlendioxydassimilation nach der folgenden Gleichung verläuft: $6\,CO_2 + 6\,H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$.

Eingehende Untersuchungen, insbesondere in neuerer Zeit, waren auf die genauere Kenntnis des merkwürdigen Assimilationsfarbstoffes, des Chlorophylls, gerichtet. Man kann es den Chlorophyllträgern durch verschiedene Lösungsmittel, z. B. durch Alkohol, entziehen. Mit so gewonnenem Chlorophyll sind jedoch keinerlei chemische Vorgänge, die uns die Rolle des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Zelle erläutern könnten, erzielt worden. Das Chlorophyll ist also nur in seiner natürlichen Vereinigung mit dem Protoplasmaklümpchen, das man Chlorophyllträger oder Farbstoffträger (Chromatophor) nennt, wirksam. Da es seine stärkste Wirksamkeit im roten Lichte entfaltet, also in einer Farbe, die dem Grün komplementär ist, und welche demgemäß auch stark vom Blattgrün absorbiert wird, so lag es nahe, diese Lichtabsorption für eine wesentliche Aufgabe des Chlorophylls zu halten und vergleichsweise an die „Sensibilisierung" (das Empfindlichmachen) einer gewöhnlichen photographischen Platte für rotes Licht durch Baden in gewissen roten Farbstofflösungen zu denken. In der Richtung dieses Gedankens sind zahlreiche interessante Untersuchungen ausgeführt worden, auf die wir hier jedoch nicht eingehen können. — Die chemische Untersuchung des Chlorophylls hat ergeben, daß es sich um ein Gemisch verschiedener Farbstoffe handelt. Man kann das schon dadurch zeigen, daß man einen Fließpapierstreifen mit dem einen Ende in eine alkoholische Chlorophyllösung taucht. Er färbt sich dann unten grün, weiter oben aber gelb. Schüttelt man ferner eine alkoholische, aber etwas wasserhaltige Lösung des Chlorophylls mit Benzin, so erweist sich das Benzin blaugrün (durch Zyanophyll) gefärbt, der Alkohol gelb (durch Xanthophyll). In dem grünen Anteil sind nun Farbstoffe vorhanden, welche man Chlorophyllin genannt hat und welchen man die Assi-

milationswirkung zuschreibt. Ihre sehr zusammengesetzten Molekeln bestehen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Magnesium. Bemerkenswert ist die nahe chemische Verwandtschaft mit dem Blutfarbstoffe Hämatin, der statt des Magnesiums jedoch Eisen enthält. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Pflanzenfresser das Hämatin ihres Bluthämoglobins aus dem Chlorophyll ihrer Nahrung aufbauen.

Die hier gemachten Bemerkungen über das Chlorophyll haben weniger den Zweck, Aufklärungen über die Rolle dieses wichtigen Stoffes zu geben, als vielmehr die Kompliziertheit der vorliegenden Fragen anzudeuten und damit zu erklären, weshalb wir trotz aller eindringenden Untersuchungen noch immer keine Klarheit über die Chlorophylltätigkeit haben. Ähnliches gilt auch von der Rolle der Enzyme, die im Leben der Pflanze und des Tieres so bedeutungsvoll sind, bei denen man sich aber vorläufig, wenn die Frage nach dem Wie ihres Wirkens aufgeworfen wird, mit einem Hinweis auf die ebenfalls noch immer der Aufklärung harrenden „katalytischen" Vorgänge der Chemie des Nichtlebenden begnügen muß. Wir kommen hier auf diesen Gegenstand zu sprechen, weil wir kurz die Rolle der Diastase im Chemismus der Pflanze berühren müssen. Dieses Enzym tritt bekanntlich reichlich in keimenden Samen, z. B. Getreidekörnern, auf und ist deshalb auch im Malz (gekeimter Gerste) enthalten. Es hat hier die Aufgabe, die Reservestärke des Samenkornes zu „verzuckern" und auf diese Weise dem wachsenden Pflänzchen nutzbar zu machen. In gleicher Weise wirkt die Diastase unter anderem auch bei der Keimung der Kartoffeln auf die Kartoffelstärke und ferner auf die Stärkekörnchen der Chlorophyllkörper, um auch diese Stärke in transportfähigen — weil löslichen — Zucker zu verwandeln. Man kann sie aus Malzmehl durch Wasser leicht extrahieren und mit der so erzeugten Lösung Stärkeverzuckerung im Reagenzglase ausführen. Über die Wirkung der Diastase dabei ist zu sagen, daß sie durch den chemischen Vorgang, den sie hervorruft, nicht verbraucht wird, daß also — theoretisch — unbegrenzte Mengen von Stärke durch eine kleine Diastasemenge verzuckert werden können. Das ist ein Merkmal aller Enzyme, ebenso wie es ja ein Merkmal der anorganischen Katalysatoren, z. B. des oft benutzten, fein verteilten Platins, ist, daß sie bei der betreffenden Reaktion, also z. B. der Oxydation des Schwefeldioxyds zu Schwefeltrioxyd, nicht zerstört werden. Heute weiß man, daß alle wichtigen Lebenserscheinungen der Pflanze und des Tieres auf Enzymwirkungen beruhen.

Wir haben den Assimilationsvorgang bis jetzt so weit verfolgt, daß wir wissen: das durch die Spaltöffnungen oder — bei untergetauchten Wasserpflanzen, bei Moosen usw. — unmittelbar durch die äußeren Zellwände in die grünen Blattzellen eingedrungene Kohlendioxyd wird in den Chlorophyllträgern unter Hinzutreten von Wasser zu Kohlehydrat (Zucker) verarbeitet. Vermittels ihrer Enzyme gelingt es der Pflanze dann verhältnismäßig leicht, den Zucker in zahlreiche andere Kohlehydrate — Stärke, Zellulose, Inulin, Dextrin, Malzzucker, Rohrzucker — zu verwandeln. Die Bildung von Reservestärke aus Zucker in den Samen, Knollen und Wurzelstöcken erfolgt stets in sogenannten „Stärkebildnern", die den Chlorophyllträgern gleichen, aber normalerweise kein Chlorophyll besitzen. Nimmt der Zuckergehalt der Zellen ab, so wird die Stärke durch die Diastase allmählich ab-

gebaut und zuerst in Dextrin, dann in den löslichen und leicht in die Nachbarzellen diffundierenden Malzzucker umgewandelt. Das ist die gewöhnlichste Art, wie die Pflanze Vorräte von Kohlehydraten für spätere Entwicklungsvorgänge aufspeichert und wie sie diese dann wieder nutzbar macht.

Kohlehydrate gehen nun aber auch oft in Fette über. Diese bestehen ebenfalls aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, ihre Molekeln sind aber doch wesentlich anders gebaut, wie die Spaltbarkeit der Fette in Glyzerin und Fettsäuren beweist. Vor allem bildet sich Fett als Reservestoff in den Samen, und zwar aus Zucker. An seiner Entstehung scheint das ganze Protoplasma der Zellen beteiligt zu sein, denn den Stärkebildnern entsprechende Gebilde sind für die Fettbildung nicht bekannt. Von diesen Nahrungsfetten sind zu unterscheiden die Phosphatide, welche zwar ebenfalls einen fettartigen molekularen Aufbau haben, aber Phosphorsäure abzuspalten vermögen. Am längsten bekannt ist das hierher gehörige Lezithin des Eidotters. Heute wissen wir, daß die Phosphatide in der Tier- und Pflanzenzelle zusammen mit noch anderen, hier nicht weiter zu erwähnenden fettartigen Stoffen (Lipoiden) wichtige Bestandteile des lebenden Protoplasmas sind.

Die verwickeltsten Assimilationsprodukte sind die Eiweißstoffe. Da sie außer den drei Elementen der Kohlehydrate auch noch Stickstoff, sowie in der Regel Phosphor und Schwefel enthalten, können sie sich in der grünen Pflanze erst bilden, sobald die primären Assimilate der Blätter mit den von der Wurzel zugeführten Salzen zusammentreffen. Der Hauptort für diese Eiweißsynthese ist wahrscheinlich in den Laubblättern zu suchen. Die Stickstoffquelle dafür bilden die Nitrate, in denen der Stickstoff bekanntlich an Sauerstoff gebunden ist. Da nun aber in den Eiweißstoffen der Stickstoff nur in Verbindung mit Wasserstoff auftritt, so müssen die Nitrate, bevor ihr Stickstoff zum Eiweißaufbau brauchbar wird, reduziert werden. Dem Anschein nach geschieht das unter der Mitwirkung des Sonnenlichtes in den Blattzellen, und zwar scheinen im Gegensatz zur Kohlensäureassimilation daran die stark brechbaren, blauen und violetten Strahlen vorwiegend beteiligt zu sein.

Wie die Pflanzen Enzyme besitzen, um Stärke zu verzuckern oder Fette zu spalten, so stehen ihnen auch eiweißspaltende Enzyme zu Gebote, durch welche Vorräte von Eiweißstoffen in lösliche Aminosäuren verwandelt und für den Transport geeigneter gemacht werden. Doch scheint auch ein Ferntransport fertiger Eiweißstoffe stattzufinden. Die Leitungsbahnen dafür bilden nicht die Gefäße, sondern die Siebröhren der Gefäßbündel, die sich von den Gefäßen vor allem durch die siebartig durchlöcherten Querscheidewände unterscheiden. Bei den Holzgewächsen finden sie sich im Baste. Durchschneidet man im Frühjahr an einem kräftig wachsenden Zweige den Bast, aber unter sorgfältiger Schonung des Holzes, so kann man beobachten, wie der oberhalb dieser „Ringelungsstelle" liegende Zweigabschnitt durch Aufstauung von abwärts wandernden Nährstoffen, besonders Eiweißstoffen, gegenüber dem unteren Teile stark begünstigt ist und stark in die Dicke wächst (Abb. 30).

Damit wollen wir unseren knappen Überblick über die Assimilationsvorgänge der höheren Pflanzen abschließen. Es sei nur noch hinzugefügt, daß man in neuerer Zeit versucht hat, die Düngung des Bodens mit Salzen durch eine Düngung der Luft mit Kohlendioxyd zu ergänzen. Es hat sich nämlich gezeigt, daß, wenn man den normalen Gehalt der Luft an Kohlendioxyd (0,03 Raumprozente) auf

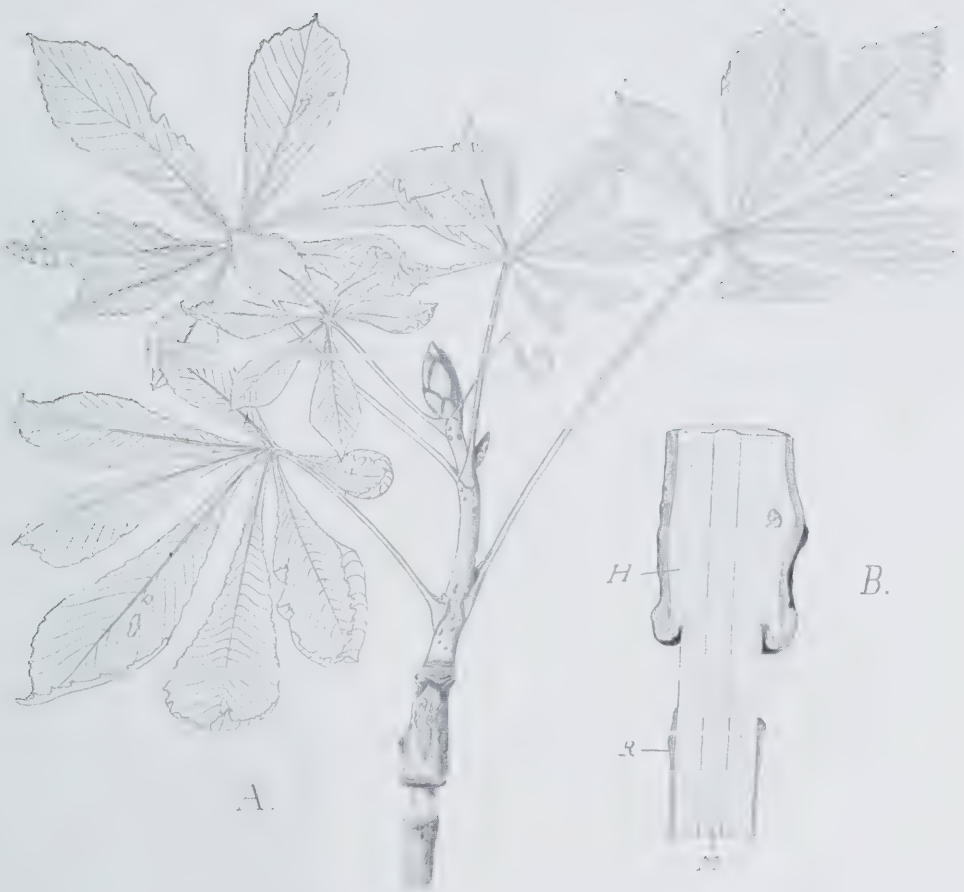


Abb. 30. A. Herbstlicher Roßkastanienzweig, der im Frühjahr geringelt wurde. B. Längsschnitt durch die Ringelungsstelle. H Holz, R Rinde, M Mark.

0,1 bis 0,5% erhöht, die Assimilation und damit das Wachstum der Pflanzen deutlich begünstigt wird. Mehr als $^1/_2$% Kohlendioxyd erhöhte die Wirkung nicht mehr oder wirkte wohl geradezu auch schädlich. Dadurch, daß man nun Gewächshäuser oder auch günstig gelegene Felder mit kohlendioxydhaltigen Abgasen industrieller Betriebe versorgte, hat man bereits gute praktische Erfolge erzielt.

Wir wenden uns nun zur Ernährung der Pflanzen ohne Kohlendioxydassimilation und wollen als erstes Beispiel die Gruppe der Pilze betrachten. Das Fehlen des Chlorophylls hat zur Folge, daß die Pilze nicht imstande sind, wie die grünen Pflanzen die einfache Kohlendioxydmolekel zu verarbeiten. Sie gedeihen nur dort, wo ihnen kompliziertere — sogenannte organische — Kohlenstoffverbindungen, etwa von der Stufe der Kohlehydrate oder noch verwickelter gebaute, zur Verfügung stehen. Sie ernähren sich deshalb entweder von den Zerfallsstoffen toter Lebewesen, beispielsweise vom Waldhumus, und können dann Verwesungspflanzen oder Saprophyten genannt werden, oder sie entziehen lebenden Wesen Körpersäfte und leben somit als Parasiten oder Schmarotzer. In beiden Fällen sind

sie von anderen Lebewesen in ihrer Ernährung abhängig, sind „heterotroph", im Gegensatze zu den selbständig sich ernährenden, „autotrophen" grünen Pflanzen. Die meisten Pilze des Wald- und Wiesenbodens sowie die Schimmelpilze sind Beispiele für saprophytisch lebende Pflanzen, während der Zunderschwamm der Buchenstämme, die Rostpilze und Brandpilze des Getreides, viele Pilzarten unserer Obstbäume usw. zu den Schmarotzerpilzen gehören. Dabei sei erwähnt, daß unter Umständen ein Saprophyt auch einmal Parasit werden, also als „fakultativer Schmarotzer" sein Leben fristen kann, ein Hinweis darauf, wie sich das Schmarotzertum aus dem Saprophytentum entwickelt haben wird. Mit der Anpassung der Pilze an ihre besondere Ernährungsart hängen sicherlich auch noch zwei ihnen eigentümliche Assimilationsprodukte zusammen. Da ist zunächst das Glykogen zu nennen, die sogenannte „tierische Stärke", die sich mit Jod nicht blau, sondern rotbraun färbt, und im Tierkörper besonders in der Leber und in den Muskeln angetroffen wird. Es ist gewiß kein Zufall, daß das heterotrophe Tier mit dem heterotrophen Pilz in dem Besitze dieses Stoffes übereinstimmt. Der zweite Stoff ist das Chitin, das bei wirbellosen Tieren, besonders bei den Gliederfüßern, eine so wichtige Rolle als Erzeuger des Außenskeletts spielt. Bei den meisten Pflanzen besteht die Zellwand ihrer Grundlage nach ja aus Zellulose, die an bestimmten Reaktionen, z. B. Blaufärbung durch Einwirkung von Schwefelsäure und Jod, leicht zu erkennen ist. Bei den Pilzen suchte man, von einigen wasserbewohnenden Pilzen abgesehen, vergeblich danach, bis sich endlich herausstellte, daß die Wandung der Pilzfäden (Hyphen) aus echtem, stickstoffhaltigem Chitin besteht. Der hohe Stickstoffgehalt des Pilzkörpers, den man früher als Beweis eines entsprechenden Eiweißreichtums angesehen hat, erklärt sich hieraus.

Mit den Pilzen stimmen die meisten Bakterien oder Spaltpilze in der Ernährungsweise in hohem Grade überein. Auch sie sind größtenteils heterotroph, entweder Saprophyten oder Parasiten. Welche praktische Bedeutung sie unter Umständen im ersteren Falle als Gärungserreger, im zweiten Falle als Krankheitserreger gewinnen, darauf kann hier nicht eingegangen werden.

Die bessere Erforschung des Bakterienstoffwechsels in den letzten 40 Jahren hat gezeigt, daß mit der Unterscheidung der Saprophyten und Parasiten die Mannigfaltigkeit der Lebensweise bei den Spaltpilzen noch lange nicht erschöpft ist. Da wir uns an dieser Stelle nur mit den aufbauenden Vorgängen befassen wollen, sind aus der Fülle der bemerkenswerten Erscheinungen hier hauptsächlich zwei Tatsachen hervorzuheben. Die eine ist die Fähigkeit gewisser Bakterien, im Dunkeln und ohne Chlorophyll in rein anorganischer Nährlösung zu wachsen, falls ihnen Karbonate zur Verfügung stehen, deren Kohlendioxyd sie offenbar assimilieren. Diese überraschende Kohlendioxydassimilation ohne Chlorophyll ist bestimmt erwiesen für die Salpeterbakterien und gewisse Schwefelbakterien, wahrscheinlich ist sie noch für eine ganze Reihe anderer Arten anzunehmen. Wie es denkbar ist, daß der Aufbau organischer Substanz aus dem Kohlendioxyd auch ohne Licht, also ohne äußere Energiezufuhr stattfindet, soll bei Besprechung der Atmungserscheinungen erläutert werden.

Die zweite, ebenfalls zur Zeit ihrer Entdeckung ungemein überraschend wirkende Tatsache ist, daß eine Reihe von Spaltpilzen auch den chemisch so schwer angreif-

baren Stickstoff der Luft zu binden vermögen. Den grünen Pflanzen geht diese Fähigkeit ja vollkommen ab. Es ist aber seit alter Zeit bekannt, daß Schmetterlingsblütler, wie Lupinen, Klee, Bohnen, Erbsen usw. auch auf Sandboden, in welchem Getreide nur kümmerlich vegetiert, verhältnismäßig gut gedeihen. Man fand auch sehr bald heraus, daß durch Unterpflügen solcher Pflanzen, durch sogenannte „Gründüngung", der Boden bedeutend verbessert und schließlich für Getreidebau brauchbar wurde. Schon den Römern war derartiges bekannt, und Friedrich der Große empfahl das Verfahren für die sandige Mark Brandenburg. Bodenanalysen zeigten später, daß die Erhöhung der Fruchtbarkeit auf einem Ansteigen des Gehalts an gebundenem Stickstoff in Gestalt von Salpeter beruhte. Erst 1886 haben die deutschen Agrikulturchemiker Hellriegel und Willfarth die lange vergebens gesuchte Aufklärung dafür gegeben. Die festgestellten Tatsachen waren: 1. daß die kleinen Knöllchen, welche sich an den Wurzeln der betreffenden Schmetterlingsblütler finden (Abb. 31), sich nicht entwickeln, wenn der Boden vorher ausgeglüht wurde, 2. daß solche Pflanzen kümmerlich wachsen, 3. daß ein nachträgliches Begießen mit Wasseraufguß von nicht geglühtem Boden an solchen Pflanzen die Knöllchen hervorrief und besseres Wachstum bewirkte, 4. daß durch Kochen der Bodenaufguß unwirksam wird, 5. daß die Knöllchen stäbchenförmige Körperchen enthalten und 6. daß der Knöllcheninhalt ebenso wie der Bodenaufguß Knöllchenbildung hervorruft. Schließlich zeigte sich, daß man aus dem Inhalt der Knöllchen Reinkulturen von Bakterien gewinnen konnte, welche bei Zusatz von phosphorsaurem Kali auch Verzweigungen bildeten, wie man sie in den Knöllchen gefunden hatte. Und endlich gelang es nachzuweisen, daß die so isolierten Knöllchenbakterien imstande sind, den Stickstoff der Luft zu binden und zum Aufbau von Eiweiß zu verwenden, das dann der höheren Pflanze zugute kommt. Die Anreicherung des Bodens mit Stickstoffverbindungen (Salpeter) durch Gründüngung mit Lupinen u. a. erklärt sich durch Mitwirkung von zwei weiteren Bakteriengruppen. Zunächst bauen gewisse Bakterien das Eiweiß der abgestorbenen Pflanzenteile unter Ammoniakbildung ab, alsdann bemächtigen sich die Salpeterbakterien des Ammoniaks, um es, wie später zu besprechen ist, in Salpetersäure und Salpeter überzuführen. Die Verbesserung des Bodens durch Salpeterbildung würde noch

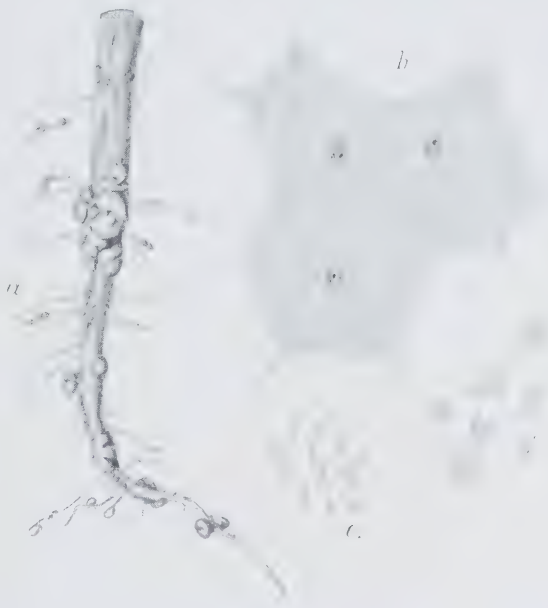


Abb. 31. a. Lupinenwurzel mit Knöllchen; b. Knöllchenzellen mit Stickstoffbakterien; c. Bakterien stark vergrößert; d. Bakterien nach Anhäufung großer Eiweißmengen.

bedeutender sein, wenn nicht gleichzeitig im Erdboden andere Spaltpilze als Salpeterzerstörer wirkten und einen Teil des Stickstoffs als freien Stickstoff an die Atmosphäre zurücklieferten. Die Stickstoffbakterien der Wurzelknöllchen sind übrigens nicht die einzigen „Stickstoffsammler" geblieben. Vielmehr hat sich ergeben, daß auch allgemein verbreitete, freilebende Bodenbakterien die gleiche Fähigkeit haben. Auch kennt man durch gewisse niedere Pilze hervorgerufene Wurzelanschwellungen an Holzgewächsen, z. B. an Erlen, für welche ebenfalls Stickstoffbindung nachgewiesen ist. So sehen wir, daß die niedere Pflanzenwelt schon seit Urzeiten ein Problem praktisch gelöst hat, dessen Bewältigung durch den Menschen erst der neueren Chemie gelungen ist, nämlich die Ausnutzung des Stickstoffs der Atmosphäre.

Die Besprechung des pflanzlichen Stoffwechsels kann nicht abgeschlossen werden, ohne zum Schluß noch festzustellen, daß gewisse höhere Pflanzen von der Höhe ihrer autotrophen Ernährung wieder herabgestiegen sind zur Heterotrophie. In gewissem Sinne trifft das ja schon für die soeben behandelten knöllchenbildenden Schmetterlingsblütler zu, insofern sie bereits ziemlich abhängig geworden sind von dem Eiweiß, das ihre Einmieter, die Knöllchenbakterien, erzeugen. Noch deutlicher aber wird der Abstieg bei den phanerogamischen Schmarotzerpflanzen, auf welche in einem späteren Abschnitte eingegangen werden soll. Und endlich müssen in diesem Zusammenhange auch die tierfangenden Pflanzen erwähnt werden, welche Tiere, meistens Insekten, fangen und verdauen. Auch auf diese merkwürdige Lebensweise werden wir später zurückkommen.

B. Die Aufbauvorgänge im Tierkörper.

Die zuletzt erwähnte Art der Pflanzenernährung gewinnt dadurch ein besonderes Interesse, daß es sich um geformte Nahrung handelt, die durch Verdauungssäfte in gelösten Zustand gebracht wird. Das aber ist ja recht eigentlich das Merkmal der tierischen Ernährung, bei der freilich die Verdauung dann meistens im Innern des Tierkörpers selbst erfolgt, im Gegensatz zu der äußeren Verdauung der tierfangenden Pflanzen.

So bezeichnend nun auch die Aufnahme geformter Nahrung ins Innere des Körpers für die Ernährung des Tieres ist, so handelt es sich doch dabei im Grunde um eine Äußerlichkeit. Weit tiefere Bedeutung kommt dagegen der Tatsache zu, daß das Tier, um einen Ausdruck der botanischen Wissenschaft anzuwenden, durchweg heterotroph ist, und daß es in vollkommener Abhängigkeit von den Assimilationsprodukten der Pflanze sich befindet. In diesem Punkte stimmen alle Tiere überein. So grundlegende Verschiedenheiten der Ernährung wie bei den Pflanzen finden wir deshalb bei den Tieren nicht, und damit mag es gerechtfertigt werden, daß die folgenden Betrachtungen über die Tierernährung sich auf die Zusammenstellung der allgemeinsten Tatsachen beschränken.

Eine dieser Tatsachen ist, daß das Tier grundsätzlich zur intrazellularen Verdauung (Verdauung innerhalb der Zelle) befähigt ist, während die Pflanze da, wo sie gleichsam einen Anlauf zu tierischer Ernährung nimmt, wie bei den tierfangenden Pflanzen, ihrer Zellwände wegen die Nährlösung außerhalb der

Zellen erzeugen muß. Freilich bleibt auch bei den Tieren die intrazellulare Verdauung, wie es scheint, nur bei niederen Tieren erhalten. Bei den Protozoen mit ihrem einzelligen Körper ergibt sie sich als etwas Selbstverständliches, bei den Pflanzentieren, den Schwämmen, gewissen niederen Würmern und Schnecken sind es die Entodermzellen oder doch ein Teil derselben, welche die Fähigkeit der amöbenartigen Nahrungsaufnahme besitzen (Abb. 32). Auf höheren Stufen stellt sich im Zusammenhang mit der Ausbildung besonderer Drüsen, welche ihr Sekret in einen Verdauungshohlraum ergießen, die extrazellulare Verdauung ein (Abb. 33).

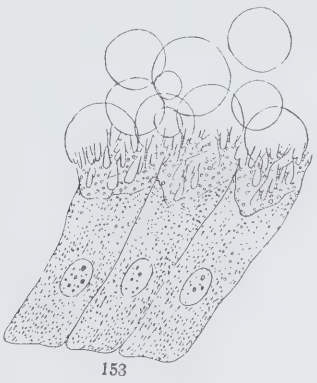


Abb. 32. Intrazellulare Verdauung beim Leberegel.

Die Verdauungsenzyme haben zunächst die Aufgabe, chemische Umsetzungen solcher Art zu bewirken, daß die aufgenommene geformte Nahrung in den gelösten Zustand übergeht. Sie sind, der Vielseitigkeit der Nahrungsstoffe entsprechend, sehr mannigfaltig. Schon die drei organischen Nährstoffgruppen — Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe — fordern jede für sich zum mindesten ein besonderes Enzym. Tatsächlich aber finden wir im Tierkörper dort, wo man bis jetzt genaue Feststellungen gemacht hat, für die genannten Gruppen mehrere Enzymarten bereitgestellt. Man denke nur daran, daß beim Menschen und den Säugetieren, auf die wir unsere Betrachtungen zunächst beschränken, der Mundspeichel mit seinem Ptyalin und der Pankreassaft oder Bauchspeichel mit seiner Pankreasdiastase beide verzuckernd auf die Stärke wirken und daß das Eiweiß sowohl durch das Pepsin der Magensaftdrüsen wie auch durch das Trypsin des Pankreassaftes gelöst wird. Wenn nun auch das Löslichmachen der Nährstoffe ein wesentliches Merkmal der Verdauungsvorgänge ist, so erschöpft sich doch darin der Sinn der Verdauung bei weitem nicht. Besonders die Eiweißstoffe erfahren bei der Verdauung einen starken Abbau, und die so erzeugten Spaltungsprodukte sind es, die dann erst wieder als Bausteine für neue Molekeln von oft wesentlich verändertem Bau dienen. Jede Tierart nämlich besitzt ihre besonderen Arten von Eiweiß, und es ist eine wichtige Aufgabe der Verdauung, die artfremden Molekeln in arteigene umzuwandeln, was, wie gesagt, auf dem Wege des teilweisen Abbaues und Wiederaufbaues geschieht. Die Umwandlung von Eiweiß z. B. in lösliches Pepton ist danach erst der Anfang der Verdauung. Erst wenn der Abbau bis zu den einzelnen Aminosäuren, welche keine Arteigentümlichkeit mehr besitzen, erfolgt ist, ist die Verdauung beendet, und der Wiederaufbau kann beginnen. Wo dieser Aufbau erfolgt, ist noch nicht sicher erkannt. Vielleicht geschieht er schon in der Darmwand, eine Annahme, welche deshalb viel für sich hat, weil auch die Bluteiweißstoffe bereits arteigen (bluteigen) sind und weil freie Aminosäuren im Blute nur in sehr geringen Mengen nachgewiesen sind.

Von den Fetten hat man bis vor kurzem noch angenommen, daß sie wesentlich in Form kleinster Tröpfchen — als sogenannte Emulsion — von den Epithelzellen der Darmzotten aufgenommen werden. Nach neueren Untersuchungen werden aber auch sie bei der Verdauung in einfachere Verbindungen gespalten, wenn auch

dieser Abbau, entsprechend der verhältnismäßig einfachen Konstitution der Fettmolekeln, kein so starker ist wie bei den Eiweißstoffen. Die Produkte der Spaltung sind mehrere in Wasser unlösliche Fettsäuren, sowie das wasserlösliche Glyzerin, das ohne weiteres zum Eindringen in die Darmwand geeignet ist. Die Säuren werden durch die Galle, den Pankreassaft und den Darmsaft schließlich in lösliche Seifen und lösliche Säuren verwandelt, und sobald diese in die Epithelzellen des Dünndarmes eingetreten sind, beginnt, wie man aus dem Auftreten von Fetttröpfchen im Protoplasma erkannt hat, der Wiederaufbau zum Fett. Was endlich die Kohlehydrate betrifft, so werden sie im Säugetierkörper wohl ausnahmslos in Traubenzucker (Dextrose) umgewandelt, um dann in dieser Form durch das Blut den Organen zugeführt zu werden. Eine vorübergehende Festlegung als Reservestoff in unlöslicher Form geschieht in Gestalt des Glykogens, der sogenannten „tierischen Stärke", hauptsächlich in der Leber und den Muskeln. Die Zellulose der Pflanzenzellen wird vom Menschen und den höheren Wirbeltieren für die Ernährung nicht verwertet. Sie bildet vielmehr als mehr oder weniger dicke Zellwand ein Hindernis für den Angriff der Verdauungssäfte auf den Zellinhalt. Wenn sie, wie besonders im Blinddarm der Einhufer und im Pansen und Netzmagen der Wiederkäuer, in sehr geringem Grade auch im menschlichen Darm, zersetzt wird, so geschieht das nicht durch Enzyme, sondern durch Gärungsvorgänge, welche von Bakterien hervorgerufen werden, und durch welche die Zellulose im wesentlichen in Wasser, Kohlendioxyd und Methan (Sumpfgas) zerlegt wird. Dagegen gibt es auch Tiere, welche, wie gewisse Fische (Karpfen) und Schnecken, die Zellulose durch ein Enzym, die Zytase, in Zucker überzuführen vermögen.

Die Resorption der Nahrung, d. h. die Aufnahme der gelösten und abgebauten Nährstoffe in die Darmwand ist natürlich ein osmotischer Vorgang. Aber damit soll nicht gesagt sein, daß die Osmose allein zur Erklärung ausreicht. Man muß vielmehr annehmen, daß die Lebensvorgänge der Darmepithelzellen dabei eine Rolle spielen. Wie weit sich diese noch einmal physikalisch und chemisch werden analysieren lassen, muß unentschieden bleiben. Im einzelnen soll auf die Resorption nicht eingegangen werden. Nur auf die eigenartige Vergrößerung der resorbierenden Darmfläche bei den höheren Wirbeltieren durch Ausbildung der sogenannten „Darmzotten" sei hingewiesen (Abb. 34). Ein feines Blutgefäßnetz in jeder Darmzotte und ein in der Achse der Zotte gelegener „Chylusschlauch" dienen zur Aufnahme der Nährflüssigkeit aus dem Darm und führen diese Nährflüssigkeit dem Blute zu. Die Resorption der durch die Verdauung geschaffenen Nährflüssigkeit hat zur Folge, daß die gesamten tierischen Gewebe schließlich mit einer Nährlösung durchtränkt sind, aus der die lebenden Zellen je nach ihrer Art dasjenige auswählen, was zu ihrem Aufbau oder Wiederaufbau notwendig ist. Wo die Organisation des Tieres eine gewisse Höhe erreicht, finden wir dann eine Einrichtung, das Herz, die dazu dient, die Körperflüssigkeit in einen mehr oder weniger regelmäßigen Umlauf zu setzen. Hiermit braucht noch nicht notwendigerweise die Ausbildung eines geschlossenen Blutgefäßsystems verbunden zu sein, wie uns besonders anschaulich die Insekten zeigen, deren an der Rückseite der Leibeshöhle gelegener Herzschlauch lediglich die Aufgabe hat, die in den Spalträumen zwischen den Organen sich sammelnde Körperflüssigkeit, die freilich oft schon

als „Blut" bezeichnet wird, in regelmäßige Bewegung zu setzen. Ein Schritt von sehr hoher physiologischer Bedeutung ist dann die Scheidung zwischen Gewebsflüssigkeit und Blut. Letzteres, in besonderen Blutgefäßen kreisend, übernimmt

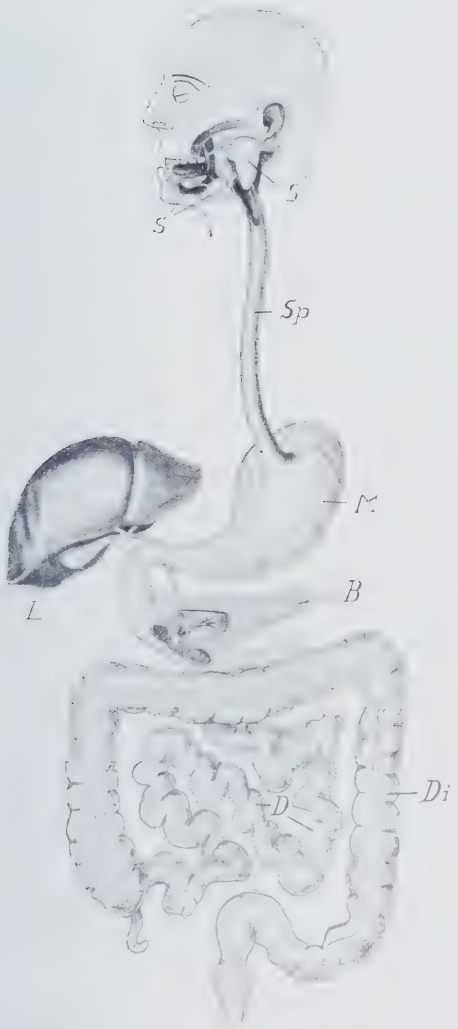


Abb. 33.
Schema des Verdauungsapparates des Menschen. S Speicheldrüsen, Sp Speiseröhre, M Magen, L Leber nebst Gallenblase, B Bauchspeicheldrüse (Pankreas), D Dünndarm, Di Dickdarm.

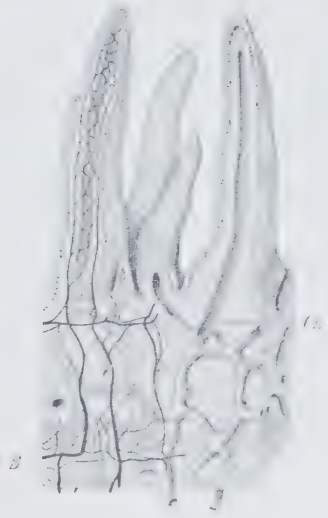


Abb. 34.
Darmzotten des Menschen; Ch Chylusgefäße, B Blutgefäße.

nun den Transport aller Stoffe, welche den Organen zugeführt und abgenommen werden müssen, und es tritt somit nicht nur in den Dienst der Aufbauvorgänge (Assimilation), von denen der vorliegende Abschnitt handelt, sondern auch des Abbaues, der Dissimilation. Blutflüssigkeit und Gewebsflüssigkeit hängen aber auch jetzt noch insofern miteinander zusammen, als letztere sich dauernd aus der ersteren ergänzt, und zwar mittels Osmose durch die Wandungen der Blutgefäße. Die regelmäßige Durchströmung der Gewebe mit einer dem Blut entstammenden Nährlösung wird aber schließlich erst ermöglicht durch ein Ableitungssystem für überschüssige und in ihrer Zusammensetzung veränderte Gewebsflüssigkeit, die nun als sogenannte „Lymphe" in den Lymphgefäßen dem Blute wieder zugeführt wird. Damit ist dafür gesorgt, daß alle in die Gewebe eingetretenen und dort nicht verbrauchten Nährstoffe der gemeinsamen Nährstoffvorratsflüssigkeit aller

Organe, dem Blute, wieder zurückgeliefert werden, ganz abgesehen davon, daß die Gewebe durch den Lymphstrom auch von ihren Abbauprodukten entlastet werden. Auf solche Weise ergeben sich dann bedeutende Unterschiede zwischen den beiden Hauptkörperflüssigkeiten, Blut und Lymphe, die unter anderem auch in der Art der in ihnen enthaltenen Zellen zum Ausdruck kommen, insofern die Lymphe amöboid bewegliche Lymphkörperchen mit sich führt, die in den „Lymphdrüsen" gebildet werden, während das Blut durch andere, nicht amöboide Zellen, die Blutkörperchen, ausgezeichnet ist. Auf diese geformten Bestandteile von Blut und Lymphe werden wir noch näher zu sprechen kommen.

Vorher muß noch kurz die Stoffspeicherung erwähnt werden, denn auch das Tier treibt Vorratswirtschaft, wie die Pflanze. Die Kohlehydrate werden, wie schon früher erwähnt wurde, als Glykogen aufgespeichert, und daneben findet vielfach reichliche Speicherung von Fett statt. Bei manchen wirbellosen Tieren sind geradezu besondere Speicherorgane vorhanden. Als Beispiel diene der sogenannte „Fettkörper" der Insektenlarven, in welchem sich während der Larvenzeit die Nahrungsvorräte anhäufen, aus denen die Puppe, die ja im allgemeinen keinerlei Nahrung aufnimmt, ihren Bedarf bereitet.

C. Die Abbauerscheinungen bei Tier und Pflanze.

Der Wechsel zwischen Aufbau und Abbau, zwischen Werden und Vergehen im Tier und in der Pflanze ist, wie früher schon betont wurde, so recht das Merkmal des Lebens. Nachdem wir die Erscheinungen des Aufbaues betrachtet haben, bleibt uns übrig, dem bisher nur gelegentlich gestreiften, aber nicht minder wichtigen Abbau oder der Dissimilation unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Der Sinn der Dissimilation ist Erzeugung von Energie zur Bestreitung der im Zellenleben notwendigen Energieausgaben. Am augenfälligsten wird das bei der gewöhnlichen Atmung der Tiere, die sich, wie bekannt, zusammensetzt aus: 1. Aufnahme von Sauerstoff in die Zellgewebe, 2. Oxydation von gewissen Zellbestandteilen unter Erzeugung von Wärme, 3. Ausscheidung der Oxydationsprodukte. Die fühlbare Wärmebildung, welche dabei auftritt, ist jedoch nur ein Teil der durch die Atmung aus den verbrannten Stoffen gewonnenen Energie, denn alle Leistungen der Zellen in Gestalt von Bewegung, Ausscheidung von Verdauungssäften und dergleichen mehr, bedeuten letzten Endes Energieausgaben, und erst die Summe dieser Ausgaben und der als Temperaturerhöhung fühlbar werdenden Wärmeenergie gibt ein Bild von der energetischen Leistung des Atmungsvorganges. Kurz gesagt: Arbeit und Wärme sind die beiden Energieleistungen der Atmung.

Woher aber stammen nun diese Energiemengen? Seit Robert Mayer um die Mitte des vorigen Jahrhunderts den Grundsatz von der Erhaltung der Energie als Seitenstück des Prinzipes von der Erhaltung des Stoffes in die naturwissenschaftliche Betrachtung eingeführt hat, sind wir überzeugt, daß Energie, welche wir in einem gewissen Momente sich äußern sehen, ohne daß vorher davon etwas wahrnehmbar war, nicht etwa neu entstanden ist, sondern daß sie sich durch Umwandlung früher vorhandener, aber für unsere Sinne nicht wahrnehmbarer Energie erklärt.

Alle Energie, welche wir durch Verbrennung (also Oxydation) von Pflanzenstoffen gewinnen, entstammt letzten Endes der unserem Erdball zugestrahlten Sonnenenergie, welche die Pflanze bei der Reduktion des Kohlendioxyds eingefangen und in den Produkten dieser Reduktion aufgespeichert hat.

Wenden wir diese Erkenntnis auf die Lebewesen an, so ergibt sich die Schlußfolgerung, daß auch die im Anschluß an die Oxydationsvorgänge der Atmung auftretenden Energieäußerungen offenbar aus derselben Quelle stammen, auf welche auch die Leistungen der mit Kohle geheizten Dampfmaschine zurückzuführen sind, nämlich aus dem ungeheueren Energievorrat unseres Tagesgestirns. Und der in den beiden Phasen der Assimilation und Dissimilation sich vollziehende Stoffwechsel ist verknüpft mit einem nicht minder großartigen Energiewechsel. Die Pflanze liefert dem Tierreiche nicht nur die organische Substanz, die der Tierkörper nur noch verhältnismäßig wenig umzuformen braucht, um sie für seinen Aufbau verwenden zu können, sie liefert ihm in den Nahrungsstoffen auch gleichzeitig einen gewaltigen Energievorrat, den das Tier durch seine schnell verlaufenden Dissimilationsvorgänge in Wärme und Lebensarbeit umsetzt. Die Pflanze erscheint, von dieser Seite betrachtet, als stoff- und energiespeicherndes Wesen und dadurch als der Wegbereiter für das auf Stoffabbau und Energieausgabe eingerichtete Tier. Daß diese Auffassung des pflanzlichen Wesens noch unvollständig ist, ändert nichts an der Richtigkeit dieses großen Zusammenhanges von Tier- und Pflanzenleben. Die Unvollständigkeit unserer bisherigen Darstellung besteht darin, daß wir wohl die Assimilation der Pflanze betrachtet haben, aber die Dissimilation unberücksichtigt ließen, obwohl doch natürlich der Abbau nicht auf das Tierreich beschränkt ist. Diese Lücke muß noch ausgefüllt werden. Vorher aber ist es nötig, die Hilfsmittel der tierischen Atmung noch kurz zu behandeln.

Diese Hilfsmittel sind die Atmungsorgane und die Organe des Blutkreislaufs. Ohne auf Einzelheiten der Organisation näher einzugehen, soll doch wenigstens das Grundsätzliche dieser Organbildungen berührt werden. Eine der Grundtatsachen ist die Beteiligung der schon bei den Ernährungsvorgängen mehrmals erwähnten Osmose, denn auch der Gasaustausch an der Körperoberfläche, in den Atmungsorganen und zwischen den Gewebszellen unterliegt zweifellos, physikalisch betrachtet, den osmotischen Gesetzen. Ebenso sicher aber ist es, daß Osmose allein nicht zur Erklärung ausreicht, daß vor allem auch die chemischen Anziehungskräfte (die „Affinität" der Stoffe) eine Rolle dabei spielen. Was aus solchen physikalisch-chemischen Faktoren heraus heute noch nicht verständlich ist, müssen wir sodann der einstweilen nicht weiter analysierbaren Tätigkeit des lebenden Protoplasmas zuschreiben.

Die ursprüngliche Gasaustauschfläche ist die Körperoberfläche, d. h. also bei den Einzelligen die gesamte Zelloberfläche, bei den Vielzelligen aber die Haut. Hier dringt der im Wasser gelöste Sauerstoff oder — bei Feuchtlufttieren — der Sauerstoff der Atmosphäre in die Zellen ein, und das Kohlendioxyd wird nach außen abgegeben. Zahlreiche Tiere kommen mit solcher Atmung aus, vielfach allerdings nur deshalb, weil ihre Körperform dafür günstig ist. Der ganze Kreis der Pflanzentiere und viele Würmer können als Beispiele genannt werden. Daß Tiere wie die Regenwürmer für ihre Körpermasse noch ohne besondere Atmungs-

organe auskommen, verdanken sie der langgestreckten Körperform, durch welche das Verhältnis zwischen Körpervolum und Körperoberfläche günstiger wird.

Bei der Mehrzahl der vielzelligen Tiere ist nun aber die kritische Verhältniszahl — Körpervolum : Körperoberfläche — offenbar überschritten. Das dürfen wir daraus schließen, daß besondere, vergrößerte Atmungsflächen geschaffen sind, vielfach unter Beibehaltung der Hautatmung. Das Prinzip der Oberflächenvergrößerung, auf dem die Ausbildung von Atmungsorganen beruht, ist auf zweierlei Weise praktisch durchgeführt, bei den Wassertieren meistens durch Ausstülpungen der Hautfläche, bei den Luftatmern durch Einstülpungen. Während im ersteren Falle die mannigfaltigen Formen von Kiemen (Abb. 36) entstehen, wie wir sie von den Stachelhäutern aufwärts finden, kommen durch Einstülpungen die Lungen der Wirbeltiere (Abb. 36), die Tracheen (Abb. 35) und Tracheenlungen der Gliederfüßer zustande. Die vor Austrocknung der Atemfläche schützende, verborgene Lage der atmenden Haut ist für diese zur Luftatmung dienenden Organe das gemeinsame Merkmal. Wo ein Lufttier nachträglich zur „Wasseratmung" übergeht, entstehen eigenartige Kombinationen beider Ausführungspläne; das zeigen uns die „Tracheenkiemen" gewisser Insektenlarven (Köcherjungfern, Larven der Eintagsfliegen und Libellen) (Abb. 37).

Wo die Gewebeschichten, aus denen sich der Körper aufbaut, eine gewisse Dicke erreichen, genügt die Weitergabe der Stoffe von Zelle zu Zelle weder für den Transport der Nährstoffe, noch für die Beförderung der Atmungsgase und der Exkrete, und so übernimmt die sich ausbildende Körperflüssigkeit bzw. das Blut den Stofftransport. Ein muskulöser Bewegungsapparat, das Herz, sorgt für mehr oder weniger geregelten Umlauf der Transportflüssigkeit. Diese Bauverhältnisse wurden schon bei der Besprechung der Ernährung berührt. Dagegen muß das Blut hier noch ergänzend behandelt werden, wenigstens so weit, wie das für das Verständnis des Atmungsvorganges nötig ist. Außer den Nährstoffen, die uns an dieser Stelle nicht interessieren, sind im Blute meistens Stoffe nachweisbar, welche imstande sind, mit dem Sauerstoff dort, wo er reichlich vorhanden ist, oder wo, wie man zu sagen pflegt, die „Sauerstoffspannung" eine hohe ist, eine lockere chemische Bindung einzugehen, während an Orten geringerer Sauerstoffspannung, also in den nach Sauerstoff „hungernden" Geweben, die Verbindung wieder zerfällt. Am bekanntesten ist der rote Blutfarbstoff der Wirbeltiere, das Hämoglobin, der aber auch bei Wirbellosen vorkommt. Dabei ist freilich zu bemerken, daß er selbst bei verschiedenen Wirbeltieren durchaus nicht genau die gleichen Eigenschaften hat, wie man aus der Form seiner Kristalle sowie in einzelnen Fällen auch durch die chemische Analyse erkannt hat. In jedem Falle aber handelt es sich um einen eisenhaltigen Eiweißkörper, der die Eigentümlichkeit hat, nach lockerer Bindung von Sauerstoff eine hellere Farbe anzunehmen (Oxyhämoglobin), so daß das „arterielle" (sauerstoffreiche) Blut sich von dem venösen Blute durch seine hellrote Farbe unterscheidet. Bei Regenwürmern und vielen anderen Borstenwürmern, bei einer Reihe von Blutegeln, bei den Tellerschnecken, manchen Muscheln, gewissen Krebsen usw. verdankt die Blutflüssigkeit ihre mehr oder weniger rote Farbe diesem wichtigen Stoffe. In anderen Fällen, z. B. bei den Teich- und Flußmuscheln, bei Tintenfischen und vielen Schnecken, bei höheren Krebsen (Flußkrebs), Skor-

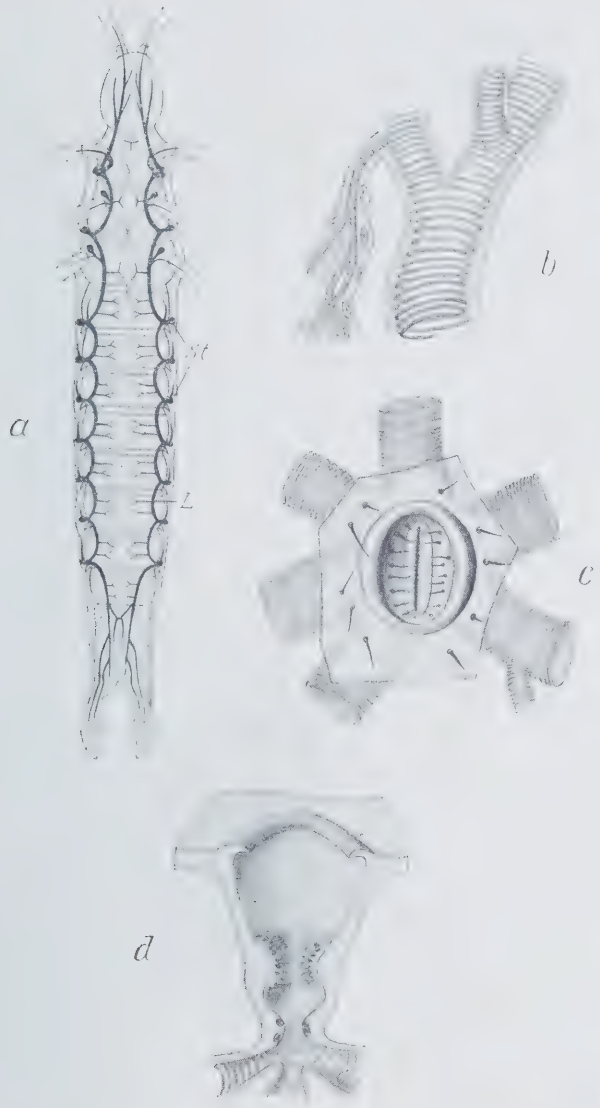


Abb. 35.

Abb. 35. a Anordnung der Atemröhren (Tracheen) bei einem Urinsekt (Japyx). St die Atemlöcher (Stigmen), L einer der beiden Längsstämme; b ein Tracheenast, stärker vergr., um die stützende Chitinspirale zu zeigen; C ein spaltförmiges Atemloch; d ein Stigma im Durchschnitt.

Abb. 37.

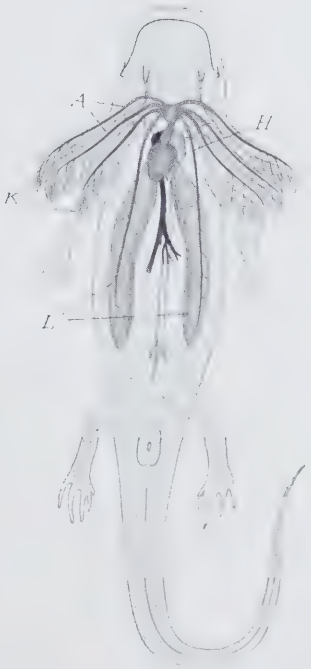


Abb. 36.

Abb. 36. Kiemenmolch mit Kiemen (K) und Lungen (L). H Herz, A Kiemenarterien.

Abb. 37. Larve einer Eintagsfliege mit geschlossenem Tracheensystem und blattförmigen Tracheenkiemen (K).

pionen und einigen Spinnen ist das Eisen durch Kupfer ersetzt; das Blut ist in sauerstoffreichem Zustande blau gefärbt durch Hämozyanin, während es bei Sauerstoffarmut fast farblos ist. Bei anderen wirbellosen Tieren sind noch verschiedene sauerstoffbindende Eiweißstoffe nachgewiesen, unter anderen auch farblose, so daß die Vermutung naheliegt, es möchte wohl der Sauerstofftransport in den meisten Fällen auf diese Weise erfolgen.

In der Regel ist der Sauerstoffträger bei den Wirbellosen in der Blutflüssigkeit gelöst; nur in wenigen Fällen ist er an die Blutzellen gebunden, ein Zustand, der bei den Wirbeltieren zum alleinherrschenden wird. In diesem Falle ist also eine Arbeitsteilung von der Art eingetreten, daß die Blutflüssigkeit den Transport der Nährstoffe und zum größten Teile auch wohl den des Kohlendioxyds besorgt, während ein Teil der Blutzellen, die roten Blutkörperchen (Abb. 38), die ganze Sauerstoffbeförderung übernehmen. Die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere sind ovale oder kreisrunde Scheiben, die bei den Säugetieren und beim Menschen in farbigem Zustande kernlos sind. Ihre Zahl im Kubikmillimeter Blut steigt an von den niedersten Fischen bis zu den Säugetieren von 0,13 bis 18 Millionen, während gleichzeitig ihre Größe abnimmt. Das bedeutet ein gewaltiges Wachsen der gesamten Blutkörperchenoberfläche. Man hat berechnet, daß beim Menschen, der im weiblichen Geschlecht $4^1/_2$ Millionen, im männlichen 5 Millionen rote Blutkörperchen im Kubikmillimeter Blut besitzt, die Gesamtoberfläche aller Blutkörperchen mehr als 4700 Quadratmeter beträgt. Diese enorme Flächenentwicklung macht uns die große Geschwindigkeit des Gasaustausches in den Kapillaren der Lungen und der Körpergewebe verständlich.

Abb. 38. Rote Blutkörperchen des Menschen; bei a stärker vergrößert.

Die Pflanzenatmung ist eine sehr viel unscheinbarere Lebenserscheinung als die Atmung der Tiere und, wenn schon die pflanzliche Ernährungslehre scharfsinniger Experimentaluntersuchungen bedurfte, so war die Entdeckung der Atmung noch wesentlich schwieriger. Es ist das Verdienst des Würzburger Botanikers Sachs, die Unklarheiten endgültig beseitigt zu haben, und seitdem wissen wir, daß Assimilation und Atmung der Pflanzen trotz ihres widersprechenden Wesens nebeneinander bestehen. Alle Pflanzenteile, ohne Ausnahme, atmen dauernd Kohlendioxyd aus und nehmen Sauerstoff auf, teils durch die Spaltöffnungen, teils durch die an die atmosphärische Luft oder an das Wasser grenzenden Zellwände. Die grünen Pflanzenteile aber haben außerdem noch die uns ja schon ausreichend bekannte Fähigkeit der Kohlendioxydassimilation bei Zufuhr von Licht. Die größte Schwierigkeit für die Gewinnung dieser Erkenntnis lag darin, daß man sich lange Zeit nicht an den Gedanken gewöhnen konnte, daß eine und dieselbe Zelle zu gleicher Zeit Kohlendioxyd bzw. Sauerstoff erzeugen und verbrauchen könne.

Der Nachweis der Pflanzenatmung ist, nachdem die Erscheinungen nun einmal geklärt sind, der denkbar einfachste. Man braucht nur Samen, z. B. Erbsen, in

Wasser quellen zu lassen und zur Keimung in einen gut verschließbaren Glasbehälter einzufüllen. Nach 24 Stunden öffnet man das Gefäß und taucht eine brennende Kerze ein. Durch ihr Erlöschen zeigt sie an, daß der meiste Sauerstoff durch die keimenden Pflänzchen verbraucht ist. Auch Pilze, Knollen (Kartoffeln) und Blüten, z. B. Blütenköpfchen von Korbblütlern, lassen sich statt der Samen zu ebenso einfachen Atmungsversuchen verwenden. Aber selbst an grünen Pflanzenteilen, also an Laubblättern, läßt sich die Atmung nach derselben Methode nachweisen, wenn man den Inhalt des Versuchsgefäßes vor Licht schützt und dadurch die Assimilation verhindert. Die Assimilation nämlich übertrifft die Atmung stets um ein Vielfaches, so daß z. B. nach einer Berechnung von Boussingault beim Lorbeer 1 Stunde Assimilation genügt, um das nötige Brennmaterial für 30 Stunden Atmung zu beschaffen.

Außer dem Verbrauch von Sauerstoff und der Erzeugung von Kohlendioxyd läßt sich aber auch das dritte Merkmal des Atmungsprozesses, die Energieproduktion, bei der Pflanze leicht nachweisen. Aufgehäufte keimende Samen, wie z. B. die keimenden Gerstenkörner auf der Malztenne, lassen deutliche Temperaturerhöhung erkennen. Ebenso kann man im Winter leicht in einem Haufen im Keller lagernder und mit einem Tuche bedeckter Kartoffeln eine deutlich höhere Temperatur nachweisen als in der Luft des betreffenden Raumes, ja selbst in gewissen Blüten oder in den Hüllen der Blütenstände bei den Aronstabgewächsen kann man nennenswert erhöhte Temperaturen finden. Und so zeigt sich denn in der Tat, daß die Pflanze wie das Tier nicht nur assimiliert, sondern auch dissimiliert, eine Wesensgleichheit beider Organismen, die dadurch nicht aufgehoben wird, daß die Pflanze als Ausgangsstoffe ihrer Assimilation Stoffe von der Einfachheit des Kohlendioxyds und des elementaren Stickstoffs verwenden kann.

Es war nach Entdeckung der soeben beschriebenen Atmung der Pflanzen naheliegend anzunehmen, daß alle Atmung und alle Energieproduktion sich im Tier- und Pflanzenreiche durch Oxydation organischer Körpersubstanz, also mit Aufnahme von Sauerstoff und Abgabe von Kohlendioxyd, vollziehe. Doch hat sich gezeigt, daß keines dieser Merkmale ein unerläßliches Atmungsmerkmal ist.

Die Untersuchung niederer Pflanzen, insbesondere der Bakterien, hat ganz überraschende Abweichungen von diesem Atmungsschema ergeben. Als Beispiel seien zunächst die Essigbakterien erwähnt, die sich bekanntlich leicht in alkoholischen Flüssigkeiten, wie Bier und Wein, ansiedeln und dort an der Oberfläche, also in unmittelbarer Berührung mit dem Luftsauerstoff, geradezu Häute (die „Kahmhaut") erzeugen. Sie nehmen den Äthylalkohol in sich auf, um ihn zu Essigsäure, und diese teilweise sogar zu Kohlendioxyd und Wasser zu oxydieren. Nun ist der Alkohol ein erheblich einfacherer Stoff als die Kohlehydrate, und insofern ist der Nachweis, daß er als Atmungsmaterial dienen kann, eine wichtige Erweiterung unserer Kenntnis. Weit überraschender aber ist eine Reihe seit dem Jahre 1888 bekannt gewordener Tatsachen, wonach Bakterien sogar anorganische Stoffe einfachster Art veratmen können. Die grundlegenden Beobachtungen auf diesem Gebiete verdanken wir dem russischen Forscher Winogradsky. Er hat festgestellt, daß die in schwefelwasserstoffhaltigen Gewässern wachsenden Schwefelbakterien (Beggiatoa) (Abb. 39), die weiße Rasen, bestehend aus feinen Zellfäden, zu bilden

pflegen, den gelösten Schwefelwasserstoff (H_2S) aus dem Wasser aufnehmen und, indem sie den Wasserstoff desselben zu Wasser (H_2O) oxydieren, Schwefelkörnchen (die übrigens schon vorher bekannt waren) in ihren Zellen zur Ausscheidung bringen. Das ist bereits ein Atmungsprozeß, und zwar auf Kosten des „billigen", weil nicht von der Pflanze selbst erzeugten, sondern einfach aus der Umgebung aufgenommenen Schwefelwasserstoffs. Nun hat sich aber des weiteren gezeigt, daß sogar dieser Schwefel noch weiter verwendet wird, daß die Schwefelkörnchen wie ein Reservestoff behandelt und nach und nach verbraucht werden, indem die Zelle sie zu Schwefelsäure oxydiert. Ein anderes Beispiel ähnlicher Art liefern die Eisenbakterien, welche kohlensaures Eisenoxydul, das als „Bikarbonat" im Wasser gelöst vorkommt, zu Eisenoxydsalz oxydieren und so die Ausscheidung von rostähnlichem Eisenhydroxyd in solchem Wasser bewirken. Von ganz besonderem Interesse, weil nämlich in unsere praktischen Beziehungen zur Natur tief eingreifend, ist jedoch das Verhalten der Salpeterbakterien (Abb. 39b, c, d), von denen Winogradsky bewiesen hat, daß sie im Boden Ammoniak (NH_3) zu Salpetersäure (HNO_3) „verbrennen" und sich so ihren Energiebedarf schaffen. Man hatte schon vorher gefunden, daß das durch Zerfall von stickstoffhaltigen Substanzen des Bodens — übrigens auch durch Bakterientätigkeit — entstehende Ammoniak allmählich verschwindet, und daß gleichzeitig der Boden reicher an Salpeter wird. Daß hierbei Mikroorganismen im Spiele sind, bewies man durch Erhitzen von Bodenproben, die dadurch ihre Fähigkeit zur Salpeterbildung (Nitrifikation) verloren, offenbar deshalb, weil die Bakterien getötet waren. Winogradsky gelang es nun, Reinkulturen solcher Bakterien zu gewinnen und ihre Lebenserscheinungen genau zu studieren. Sie zerfallen danach in zwei Gruppen, deren Tätigkeiten sich ergänzen. Zuerst wird das Ammoniak von den „Nitritbakterien" zu salpetriger Säure oxydiert. Die mit ihnen vergesellschafteten „Nitratbakterien" aber verbrennen die salpetrige Säure weiter zu Salpetersäure, die in Berührung mit dem Kalk des Bodens in Kalksalpeter (Kalziumnitrat), also ein hervorragendes Pflanzennährsalz, übergeht. Die Salpeterbakterien — unter diesem Namen faßt man beide Gruppen zusammen — sind also von jeher wichtige Gehilfen des ackerbautreibenden Menschen gewesen, indem sie das Ammoniak der zerfallenden Pflanzensubstanz, vor allem aber auch das aus dem untergepflügten Stalldünger entstehende Ammoniak in ein für die Kulturgewächse wichtiges Stickstoffsalz umwandeln. Überall im Humusboden, vor allem aber auch in den Komposthaufen unserer Gärten, entfalten die Salpeterbakterien ihre segensreiche Tätigkeit; selbst im Wasser sind sie am Werke und bieten uns also das großartigste Beispiel für eine Atmung auf Grund anorganischer Stoffe. In engem

Abb. 39. a Schwefelbakterien (Beggiatoa) mit Schwefelkörnchen, b, c Nitritbakterien (Nitrosomonas), d Nitratbakterien (Nitrobacter).

Zusammenhange aber mit ihrer Atmung steht offenbar die andere von uns schon kurz betrachtete Eigentümlichkeit dieser Bakteriengruppe, die Assimilation des Kohlendioxyds der Bodenluft oder des Wassers ohne Chlorophyll und ohne Lichtzutritt. Wo ist hier in Ermangelung des Sonnenlichtes die Energiequelle für die Reduktion des Kohlendioxyds zu organischer Substanz zu suchen? Es kann wohl gar keinem Zweifel unterliegen, daß die seitens der Lichtpflanzen so billig von der Sonne bezogene Assimilationsenergie in diesem Falle aus der Ammoniakoxydation stammt. Man vergegenwärtige sich, welche Sparsamkeit diese Ausnutzung des Ammoniaks bedeutet, und mit wie geringen Mitteln — ohne Chlorophyllapparat — die „autotrophe" Bakterienzelle im dunklen Schoße der Erde dasselbe vollbringt, wie ihre hochstrebenden pflanzlichen Geschwister in der Fülle des Lichtes.

Wir haben bisher die Atmung als einen Verbrennungsvorgang geschildert, für den die Aufnahme von Sauerstoff charakteristisch ist. Das ist die typische Atmung, wie sie beim Tiere und beim Menschen seit langem bekannt ist und nach allerlei Irrungen schließlich auch bei der Pflanze nachgewiesen wurde. Nun gibt es aber Organismen, welche gezwungen sind, an Orten zu leben, wo von Sauerstoffatmung kaum die Rede sein kann, wie bei den Eingeweidewürmern; ja, für gewisse Spaltpilze bedeutet der Sauerstoff geradezu ein Gift, so daß sie gezwungen sind, unter vollständigem Sauerstoffausschluß, also „anaerob", zu leben. Wie steht es bei solchen Lebewesen mit der Atmung? Vollzieht sich hier die Atmung in grundsätzlich anderer Form?

Die nähere Untersuchung der Lebensvorgänge bei solchen Organismen hat nun in der Tat eine neue Art der Atmung kennen gelehrt, die Spaltungsatmung oder intramolekulare Atmung. Schon wenn man keimende Erbsen oder Bohnen in eine Atmosphäre von reinem Wasserstoff bringt, läßt sich zeigen, daß sie längere Zeit Kohlendioxyd ausscheiden, obwohl keinerlei Gelegenheit zur Aufnahme von Sauerstoff vorhanden ist. Auch Tiere, die, wie die Frösche, normalerweise durchaus Sauerstoffatmer sind, können eine Zeitlang ohne Sauerstoff leben und trotzdem Kohlendioxyd ausatmen. Es müssen also im Organismus auch Umsetzungen stattfinden können — bei den als Beispiel erwähnten Erbsen handelt es sich um eine Spaltung von Zucker in Alkohol und Kohlendioxyd —, welche wenigstens vorübergehend einen Ersatz für die normale Atmung bieten. Da ist es nun nicht weiter verwunderlich, daß es auch Organismen gibt, bei denen die „Spaltungsatmung" sozusagen zu einer ständigen Einrichtung geworden ist. Am längsten ist das für die Hefepilze (Abb. 40) bekannt, die ja Zucker „vergären", d. h. in Alkohol und Kohlendioxyd spalten, und die Sauerstoffatmung zwar nicht dauernd, aber doch auf längere Zeit entbehren können. Wie die bei der Gärung leicht nachweisbare Wärmebildung zeigt, ist die durch ein Enzym, die Zymase, hervorgerufene Zuckerspaltung mit einem teilweisen Freiwerden der im Zucker aufgespeicherten Energie verknüpft, und darin haben also die Hefezellen einen Ersatz für die bei fehlendem Sauerstoff unmöglich gemachte Oxydationsatmung. Da diese Art von Atmung sich ohne Hinzutreten fremder Molekeln von außen her (Sauerstoffmolekeln), lediglich im Bereiche der zu spaltenden Zuckermolekeln vollzieht, so erklärt sich außer dem Namen „Spaltungsatmung" auch die Bezeichnung „intramolekulare" Atmung.

Während die Hefepilze außer der Spaltungsatmung auch noch die Sauerstoffatmung beibehalten haben, wie aus der Begünstigung ihres Wachstums durch Zufuhr von Luft deutlich hervorgeht, finden wir unter den Bakterien zahlreiche Arten, welche völlig anaerob sind, d. h. nur unter Ausschluß von Sauerstoff gedeihen. Sie sind jedoch durch eine Reihe von Zwischenstufen mit den aeroben, also sauerstoffbedürftigen Bakterien verbunden. Alle mehr oder weniger sauerstofffeindlichen Spaltpilze besitzen nun auch die Fähigkeit der Spaltungsatmung. Sie sind als Gärungserreger zu bezeichnen, wenn wir unter „Gärung" jeden Zerfall einer komplizierteren organischen Molekel in einfachere Molekeln (unter Mitwirkung von Enzymen) verstehen. Beispiele dafür sind die Methangärung der Zellulose, die Milchsäure- und Buttersäuregärung der Stärke und des Zuckers, sowie die Ammoniakgärung des Harnstoffs. Die Methangärung, die wir schon bei der Besprechung der tierischen Verdauungsvorgänge erwähnten, wird durch Bakterien hervorgerufen, welche im Sumpfwasser, aber auch im Darm der Pflanzenfresser vorkommen. Sie besteht, chemisch betrachtet, in einer Spaltung der Zellulose in Methan (Sumpfgas), Kohlendioxyd und Wasser und kommt außerhalb des Tierkörpers überall da vor, wo pflanzliche Reste im Schlamme von Gewässern sich zersetzen. Die aus solchem Schlammboden aufsteigenden brennbaren Gasblasen, die aus Methan und Kohlendioxyd bestehen, sind allgemein bekannt. Ebenso bekannt ist die Milchsäuregärung, d. h. die Spaltung des Zuckers, beispielsweise in der Milch, in zwei Molekeln Milchsäure. Auch das Auftreten der an ihrem „ranzigen" Geruch so leicht erkennbaren Buttersäure in stärke- oder zuckerhaltigen Flüssigkeiten gehört hierher. Und endlich sei noch auf die Ammoniakgärung des Harnstoffs hingewiesen, die wir schon bei den Salpeterbakterien erwähnten, welchen das Ammoniak als Atmungsmaterial dient.

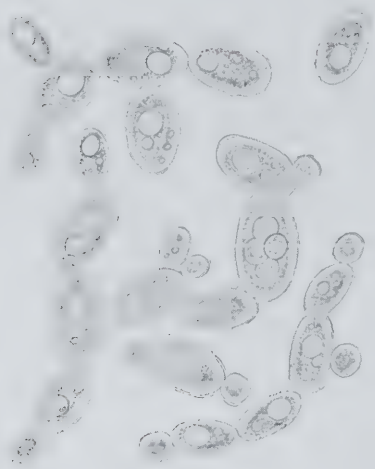


Abb. 40. Hefezellen (Saccharomyces), sich durch Sprossung vermehrend.

In allen diesen Gärungsvorgängen haben wir es, um noch einmal auf den Ausgangspunkt unserer Betrachtungen zurückzukommen, mit Spaltungsatmung, also mit Energieerzeugung ohne Benutzung des freien Sauerstoffs zu tun. Es verdient hervorgehoben zu werden, wie sehr sich im Laufe der Erweiterung unserer Kenntnisse vom Stoffwechsel der Begriff der Atmung gewandelt und erweitert hat. Ursprünglich ist uns Atmung ein Oxydationsvorgang an bestimmten organischen Verbindungen des Tieres und der Pflanze, verbunden mit Aufnahme freien Sauerstoffs und Ausscheidung von Kohlendioxyd. Die Salpeterbakterien, Schwefelbakterien und Eisenbakterien lehrten uns jedoch, daß auch anorganische Stoffe als Atmungsmaterial dienen können und somit kein Kohlendioxyd zu entstehen braucht. Oxydation durch freien Sauerstoff ist dabei aber doch wenigstens noch als Atmungsmerkmal bestehen geblieben. Die Feststellung, daß es Organismen gibt, welche

den Sauerstoff ganz entbehren können oder gar müssen, und daß diese ihren Energiebedarf durch Spaltung organischer Molekeln zu decken vermögen, ändert schließlich den Atmungsbegriff so vollständig, daß nur noch ein einziges Merkmal, nämlich die Gewinnung freier Energie für die Unterhaltung der Lebensvorgänge, als einigendes Band für die mannigfachen Formen dieser „Atmung im weiteren Sinne" übrig bleibt.

D. Sekretion und Exkretion.

Bei unserer bisherigen Besprechung der energiebildenden Dissimilationsvorgänge ist der Abbau der Eiweißstoffe noch außer Betracht geblieben. Nur bei der Ammoniakvergärung wurde er gestreift, und so bedarf dieses Thema noch einer Ergänzung. Daß das Eiweiß der Nahrung beim Verdauungsprozeß in seine Bausteine, nämlich die durch den Besitz einer „Aminogruppe" (NH_2) gekennzeichneten Aminosäuren, zerlegt wird, um dann in den Körperzellen zu arteigenem Eiweiß wieder aufgebaut zu werden, wurde schon früher auseinandergesetzt. Nun unterliegt aber auch dieses Eiweiß doch einem dauernden Stoffwechsel. Was wird daraus? — Untersuchen wir den Harn, so finden wir in ihm, abgesehen von geringen Mengen nicht abgebauten Eiweißes, hauptsächlich zwei stickstoffhaltige Verbindungen: den Harnstoff und die Harnsäure, beim Menschen und den Säugetieren fast nur Harnstoff, bei den Vögeln und Reptilien im wesentlichen Harnsäure. Diese können nur aus dem Eiweißstoffwechsel stammen, und so ist der Harnstoff beim Menschen und den Säugetieren scheinbar das Endprodukt des abbauenden Stoffwechsels der Eiweißstoffe. Genauere Untersuchungen haben aber ergeben, daß der Harnstoff sich, mindestens zum größeren Teile, erst in der Leber bildet und deswegen hier aus Bestandteilen der Blutflüssigkeit entstehen muß.

Mit der Ausscheidung des Harnstoffs haben wir eine Gruppe von Vorgängen berührt, die man als Absonderungsvorgänge zusammenfaßt. Man versteht darunter die Ausschaltung von Stoffen aus dem inneren Stoffkreislauf des betreffenden Organismus, bei den Tieren also aus dem Blute oder aus der Körperflüssigkeit. Die auszuscheidenden Stoffe können, wie z. B. der Harnstoff, im Blute bereits fertig gebildet vorhanden sein, so daß der Drüse — der Niere — nur die Aufgabe der Abscheidung zufällt. In anderen Fällen empfangen die Drüsen nur die Rohstoffe und stellen aus diesen neue Stoffe her. Wenn die ausgeschiedenen Stoffe im Haushalte des betreffenden Organismus noch eine bestimmte Aufgabe zu erfüllen haben, wie z. B. die Verdauungssäfte, so werden sie als „Sekret" bezeichnet. Sind sie jedoch Abfallstoffe, welche, wie der Harnstoff, aus dem Körper als unnütz oder schädlich beseitigt werden müssen, so heißen sie „Exkret". Wir werden besonders bei Besprechung der pflanzlichen Ausscheidungen sehen, daß diese Trennung nicht immer streng durchzuführen ist.

Die tierische Exkretion wurde von uns schon berührt, als es sich darum handelte, an einem Organismus einfachster Art, wie der Amöbe, die grundlegenden Lebenserscheinungen festzustellen. Die pulsierende Vakuole steht bei den Protozoen ohne Zweifel im Dienste dieser Aufgabe. Bei den vielzelligen Organismen wird

ſie durch eine ganze Reihe von Organen erfüllt, von denen die Segmentalorgane der Ringelwürmer, die Malpighiſchen Gefäße der Inſekten (Abb. 41), die Vorniere, Urniere und Niere der Wirbeltiere genannt ſeien. Als ihre allgemeinſte Aufgabe können wir bezeichnen: die Befreiung der Körperflüſſigkeit bzw. des Blutes von ſchädlichen Stoffwechſelprodukten. Auch die Schweißdrüſen der Haut bei höheren Tieren gehören noch hierher, obwohl ihre blutreinigende Tätigkeit

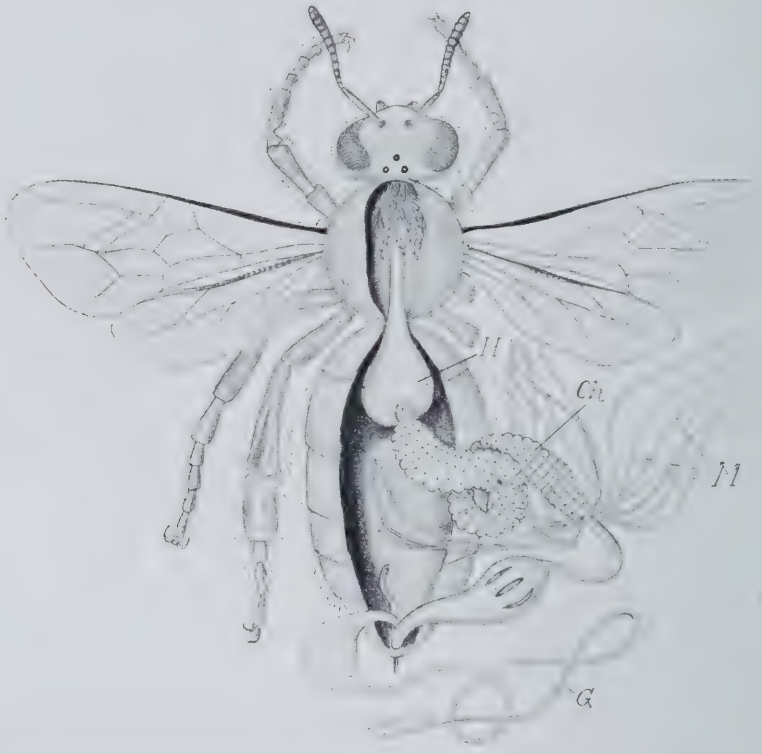


Abb. 41. Verdauungsapparate und Malpighiſche Gefäße der Honigbiene.
H Honigmagen, Ch Chylusmagen, M Malpighiſche Gefäße, G Giftdrüſe.

dem Anſchein nach etwas zurücktritt hinter der Aufgabe, die Verdunſtungskälte des ausgeſchiedenen Schweißwaſſers in den Dienſt der Wärmeregulierung zu ſtellen. Und ſchließlich dürfen die Atmungsorgane, wie Lungen, Kiemen, Tracheen, ſowie die atmende Haut nicht unerwähnt bleiben, denn auch das Kohlendioxyd fällt letzten Endes unter den Begriff der Exkrete.

Die pflanzliche Exkretion iſt, abgeſehen von der Ausſcheidung des Kohlendioxyds, lange Zeit nicht als ſolche erkannt worden. Denn die Pflanze iſt im Gegenſatze zum Tiere wenig in der Lage, ihre Exkrete nach außen zu entleeren. Dazu kommt, daß manche dieſer Produkte, trotzdem ſie aus dem Stoffwechſel ausſcheiden, doch noch wieder eine gewiſſe Bedeutung für das Leben der Pflanze beſitzen. Leicht flüchtige Stoffe, wie ätheriſche Öle, gibt die Pflanze vielfach durch Hautdrüſen an ihre Umgebung ab. Es ſei nur an die weit verbreiteten Drüſenhaare der Ober-

haut erinnert. Die größten Mengen von Exkreten werden jedoch bei den Holzgewächsen in den absterbenden Rindenschichten, also der „Borke", abgelagert und dadurch aus dem Stoffwechsel ausgeschaltet. Gerbstoffe, Alkaloide, Bitterstoffe, Harze seien als Beispiele genannt. Da die äußeren Borkenschichten vielfach abblättern, so kann sogar eine räumliche Trennung des Exkretes von der lebenden Pflanze erfolgen, welche sich der tierischen Exkretion etwas nähert. Auch das Holz, insbesondere das absterbende Kernholz, kann als Behälter für Exkrete benutzt werden. Es sei nur an die Harzgänge der Nadelhölzer erinnert. Seine höchste Entwicklung erreicht aber der Exkretionsapparat in den verzweigten Zellen (*Milchröhren*) der Wolfsmilchgewächse und Feigenbäume sowie in den durch Zellverschmelzung entstandenen *Milchsaftgefäßen* der Mohngewächse und Korbblütler. Selbst gewisse Pilze besitzen ähnliche Einrichtungen.

Der Nutzen, den solche Exkrete den Pflanzen gewähren, ist recht verschieden. An der Luft erhärtende Milchsäfte und ebenso Harzausscheidungen können dem Wundverschlusse dienen, wie etwa das gerinnende Fibrinogen unseres Blutes. Giftige oder sonstwie abstoßende Stoffe (Duftstoffe, Bitterstoffe, Gerbstoffe) können Schutz gegen Angriffe von Tieren oder Bakterien gewähren, wobei aber zu beachten ist, daß man oft allzu schnell mit derartigen Nützlichkeitserklärungen bei der Hand war. Vor allem ist ja zu bedenken, daß ein Stoff, der auf eine Tierart als Gift wirkt, dieses für ein Tier mit anderem Stoffwechsel durchaus nicht zu sein braucht. Ist nun auch der Nutzen der Exkrete für die *Pflanze* in manchen Fällen etwas problematisch, so ist es doch, wenn auch außerhalb unseres Gedankenganges liegend, am Platze, wenigstens darauf hinzuweisen, welche außerordentliche Bedeutung die pflanzlichen Exkretstoffe als Gewürze, Genußmittel, Heilmittel, Kautschuk, Harze, Gerbstoffe, Farbstoffe usw. für den Menschen gewonnen haben.

War es bei manchen der pflanzlichen Exkrete schon recht zweifelhaft, ob sie nicht besser als Sekrete zu bezeichnen seien, so kommen wir nunmehr noch kurz auf die typischen *Sekrete* der Tiere zu sprechen. Die Sekrete der *Verdauungsdrüsen* noch einmal zu besprechen, liegt kein Anlaß vor. An sonstigen Drüsen wären außer den *Schweißdrüsen* noch die *Talgdrüsen* der Haut zu nennen, bei denen die Aufgabe der Haut- und Haareinfettung unverkennbar ist. Eine besondere Besprechung verdient aber noch die sogenannte „*innere Sekretion*". Hierunter versteht man im tierischen Körper die Ausscheidung von Drüsenprodukten in das Blut. Der Hauptsache nach handelt es sich um Drüsen ohne Ausführungsgang, sogenannte „endokrine Drüsen", wie die Schilddrüse, die Nebennieren, den Hirnanhang (Hypophyse), die Zirbeldrüse (Epiphyse) und die Thymusdrüse. Es können aber auch Drüsen mit Ausführungsgang gleichzeitig der äußeren und inneren Sekretion dienen, wie der Pankreas (Bauchspeicheldrüse) und die Keimdrüsen. Die in die Blutbahnen übergehenden lebenswichtigen Stoffe dieser Drüsen hat man als „*Hormone*" bezeichnet. Sie haben sich durch die Forschungen der letzten Jahrzehnte als wichtige Mittel zur *Selbstregelung der Lebenserscheinungen* erwiesen. Allgemein bekannt ist die Bedeutung des Schilddrüsenhormons für die normale Entwicklung des Organismus, des Pankreashormons für den Zuckerstoffwechsel unseres Körpers und der Keimdrüsenhormone für die Ausbildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsmerkmale.

Eine gewisse Verwandtschaft mit den Hormonen kann man an den Vitaminen unserer Nahrungsmittel erkennen. Man ist auf sie aufmerksam geworden durch Beobachtungen an Vögeln (Hühnern, Enten, Gänsen und Tauben), welche man ausschließlich mit stark geschältem und poliertem Reis gefüttert hatte. Solche Tiere erkrankten nach einiger Zeit unter Lähmungserscheinungen an Beinen und Flügeln und gingen schließlich zugrunde. Wenn man sie jedoch mit weniger stark geschältem (unpoliertem) Reis ernährte, blieben oder wurden sie gesund; und ebenso wirkte der Zusatz von Reiskleie (bestehend aus dem beim Schälen der Reiskörner entstehenden Abfall) zu dem polierten Reis. Eine weitere Beobachtung ist, daß in Ländern, in denen der Reis die Hauptnahrung des Menschen bildet, z. B. in Japan, bei Ernährung mit poliertem Reis eine durch Nerven- und Muskeldegeneration gekennzeichnete Erkrankung, die man „Beriberi" nennt, auftritt. Hieraus hat man den Schluß gezogen, daß die äußeren Schichten des Reiskornes — und ähnlich auch wohl aller Getreidekörner — Stoffe von noch unbekannter chemischer Zusammensetzung enthalten, welche neben den bekannten Nahrungsstoffen für die Ernährung notwendig sind. In der Meinung, daß sie den stickstoffhaltigen Aminoverbindungen chemisch nahestehen, hat man sie „Vitamine" (zu deutsch etwa so viel wie: Lebensstoffe) genannt. Auch Fleisch, Milch, Eier, Gemüse usw. sollen nach neueren Untersuchungen solche lebenswichtigen Stoffe enthalten. Doch werden manche dieser Vitamine beim Kochen bzw. bei längerer Aufbewahrung der Nahrungsmittel in Form von Konserven (Einsalzen usw.) zerstört

Offenkundige Produkte der inneren Sekretion, wie die Hormone, sind nun aber die Gegenstoffe oder Antikörper, die letzte Gruppe wichtiger Stoffwechselprodukte, die hier zu besprechen ist. Obwohl zweifellos Stoffe dieses Charakters auch in der Pflanzenzelle erzeugt werden können, sind sie vorläufig nur aus dem Stoffwechsel der Tiere und des Menschen näher bekannt. Und zwar kommen sie dadurch zustande, daß die Stoffwechselvorgänge auf die Einverleibung eines Fremdkörpers oder Fremdstoffes durch ganz bestimmte Veränderungen „reagieren", welche von der Art des Fremdkörpers oder Fremdstoffes abhängen. Wird z. B. einem Kaninchen Blut oder Serum (also des Fibrins und der Blutkörperchen beraubte Blutflüssigkeit) einer anderen Tierart, z. B. des Pferdes, eingespritzt, so kann man nach einigen Tagen aus dem Blute des Kaninchens ein Serum herstellen, welches im Pferdeblutserum — aber nur in diesem — eine Fällung bewirkt. Die Reaktion ist also „spezifisch", freilich mit der Einschränkung, daß das Blut von sehr nahe verwandten Tierarten sich gleich oder ähnlich verhält. Es entstehen also im Körper des Kaninchens durch die Einwirkung des fremdartigen Pferdeblutes oder -serums Gegenstoffe, die in diesem Falle „Präzipitine" (d. h. Fällungsstoffe) genannt werden und auf deren Gegenwart die Fällungsreaktion zurückzuführen ist. Während vor der Einspritzung frisch gewonnenes Kaninchen- und Pferdeserum sich im Reagenzglase ohne Fällung mischen lassen, ist das nach Behandlung des Kaninchens mit Pferdeblut nicht mehr möglich. Noch ein zweites Beispiel! Bringt man in normales Blutserum des Meerschweinchens Kaninchenblut, so bleibt dieses unverändert. Hat man das Meerschweinchen aber durch Einspritzung von Kaninchenblut vorbehandelt, so löst es nunmehr die Kaninchenblutkörperchen — aber nur diese — auf. Es ist ein Blutkörperchen lösender Gegenstoff, ein „Hämolysin" entstanden, das

auf Kaninchenblutkörperchen „abgestimmt" ist. Ganz allgemein kann man sagen, daß der tierische Organismus die Fähigkeit hat, gegen Fremdkörper aller Art — auch Leberzellen, Spermatozoen u. a. wurden benutzt — Gegenstoffe zu erzeugen. Besonders wichtig sind die durch Eindringen von Krankheitserregern, z. B. Bakterien, hervorgerufenen Reaktionen. Die Bakterien wirken hauptsächlich durch die von ihnen erzeugten Gifte oder Toxine schädigend auf den von ihnen besiedelten Organismus. Aber auch hier wehrt sich der Organismus durch Erzeugung von Gegenstoffen, z. B. Antitoxinen, welche die Eigentümlichkeit haben, die Toxine wirkungslos zu machen, sobald beide Stoffgruppen im richtigen Mengenverhältnis aufeinander wirken. Dadurch, daß man einem Tiere steigende Mengen eines Toxins oder auch der dieses Toxin erzeugenden lebenden Bakterien einspritzt, kann man den Organismus zwingen, auch wachsende Mengen von Gegenstoffen zu erzeugen. Selbst dem Tierkörper entnommene und in geeigneten Nährflüssigkeiten kultivierte Gewebestücke reagieren gegen Bakterienangriffe noch durch Bildung von Antikörpern, ein Beweis dafür, daß die Gegenstoffe nicht etwa in der Blutflüssigkeit entstehen, sondern in den lebenden Zellgeweben. Auf dem kurz angedeuteten Verhalten der von Bakterien angegriffenen Körpergewebe beruht nun auch die wichtige Erscheinung der Immunität, d. h. die Fähigkeit eines Organismus, eingedrungene Schädlinge oder deren Produkte rechtzeitig, also bevor sie Schädigungen hervorzubringen vermögen, zu vernichten.

Von besonderem — praktischem und theoretischem — Interesse ist die Tatsache, daß, wenn der Stoffwechsel eines Organismus durch die Angriffe eines Krankheitserregers einmal in bestimmte Bahnen gelenkt ist, er diese besondere Richtung kürzere oder längere Zeit beibehält, daß also nicht nur eine ganz vorübergehende Immunisierung erfolgt, sondern daß sie oft durch viele Jahre hindurch bestehen bleibt, worauf ja z. B. die Schutzpockenimpfung beruht. Solche Umstimmungen des Stoffwechsels sind auch anderweitig wohlbekannt. Die Gewöhnung an Gifte, wie Morphin, Nikotin, Alkohol usw., und die Erzeugung eines oft schwer zu überwindenden körperlichen Bedürfnisses durch gewohnheitsmäßige Aufnahme der Gifte weist darauf hin, wie stark die richtunggebende Wirkung solcher Stoffe auf den Stoffwechsel werden kann, denn es ist wohl außer Zweifel, daß z. B. die Morphiumsucht und die Trunksucht auf einem abnorm gerichteten Stoffwechsel beruht.

Die Lehre von den Gegenstoffen hat jedoch, weit über diese allgemein bekannten und wichtigen Anwendungen hinaus, noch eine viel allgemeinere Bedeutung, denn offenbar sind die Beziehungen zwischen allen so überaus zahlreichen Parasiten und ihren Wirten im wesentlichen auch ein Kampf beider Organismen mit chemischen Mitteln. Wenn z. B. Eingeweidewürmer nicht von den Verdauungsfermenten ihrer Wirte angegriffen werden, so verdanken sie das ihrem besonderen Stoffwechsel, der ebenfalls zur Bildung bestimmter Gegenstoffe führt, und ebenso wehren sich die Wirte gegen die Angriffsstoffe der Parasiten. Chemische Reizstoffe, chemische Angriffsstoffe und chemische Schutzstoffe sind es also, die das Getriebe im Stoffwechsel des einzelnen Zellenstaates regeln, ebenso wie in den zwischenstaatlichen Beziehungen, die nicht immer friedlicher Natur sind.

IV. Reizbarkeit und Seelenleben.

A. Allgemeines über Reizbarkeit.

In unserer einleitenden Betrachtung über die Merkmale der organisierten Substanz haben wir die Reizbarkeit als eines der untrüglichen Merkmale des Lebenden angeführt.

Abb. 42. Glockentierchen mit spiralig aufrollbarem Stiel; M Muskelfaser. Bei T_1 und T_2 ist die Fortpflanzung durch Teilung dargestellt.

Die „Aufnahme" des äußeren Reizes findet in der Regel an der Körperoberfläche statt, also z. B. dort, wo das Protoplasma der Amöbe die Algenzelle berührt. Wenn wir aber nun sehen, wie jetzt auch das übrige Protoplasma in zweckmäßige Bewegung gerät, um den Nahrungskörper ganz einzuhüllen, so müssen wir daraus schließen, daß die vom Reiz hervorgerufene „Erregung" des berührten Protoplasmas weitergeleitet wurde. Die Fortleitung der Erregung schließt sich also notwendig an die Reizaufnahme an und führt unter Umständen auch in entlegeneren Teilen des Tierkörpers zu einer Beantwortung des Reizes. Noch schöner treten diese Vorgänge bei Tieren hervor, welche eine körperliche Differenzierung dafür erkennen lassen. Derartiges finden wir schon bei den Protozoen, unter denen z. B. die festsitzenden Glockentierchen mit einem hohlen elastischen Stiel versehen sind (Abb. 42), in welchem ein Protoplasmafortsatz zu einer Muskelfaser umgebildet ist. Schon die leiseste Berührung des Wimperkranzes bewirkt eine plötzliche Zusammenziehung der Muskelfaser und damit schraubige Aufrollung des Stieles, ein Beweis, daß das Protoplasma des Tieres die Erregung zum reizbeantwortenden Zellorgan weitergeleitet hat.

Die drei grundlegenden Vorgänge — Aufnahme des Reizes (= Erregung der lebendigen Substanz), Fortleitung der Erregung und endlich die Beantwortung

des Reizes —, die wir somit schon innerhalb der einzelnen Zelle nachweisen können, sind bei den vielzelligen Organismen jede an besondere Zellen und Zellgruppen geknüpft. Am deutlichsten wird das bei den Tieren. Schon bei einem so einfachen

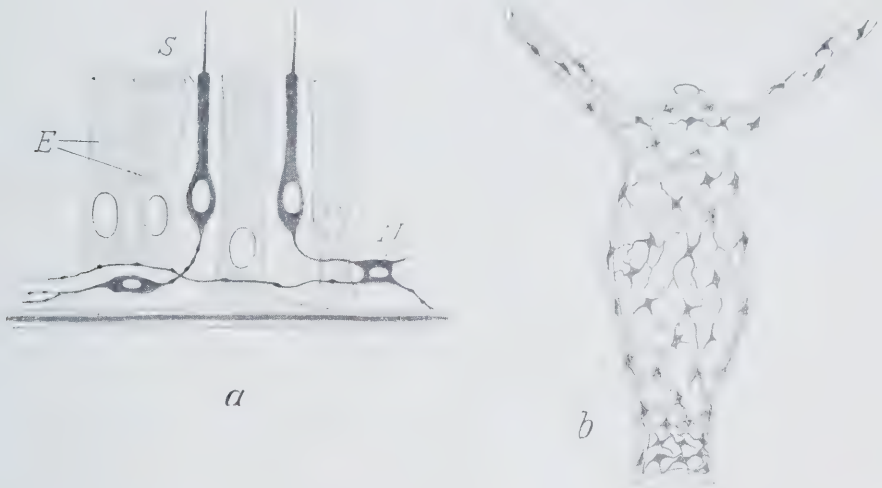


Abb. 43. Das Nervensystem des Süßwasserpolypen (Hydra).
a Ektodermzellen (E), Sinneszellen (S), und Nervenzellen (N) im Durchschnitt.
b Die Verteilung der Nervenzellen im Körper des Polypen.

Tiere, wie es der Süßwasserpolyp (Hydra) ist, dessen Körper im wesentlichen aus zwei Zellenschichten — Ektoderm und Entoderm — aufgebaut ist, findet sich im Ektoderm ein feines Netzwerk von Zellen (Abb. 43), dem man keine andere Aufgabe zuzuschreiben weiß, als die Reizleitung von einem Teile des Körpers zum andern zwecks Erzielung eines sinngemäßen Zusammenwirkens aller Teile. Das ist aber dann schon die einfachste Form des Nervensystems. Bei den Pflanzen kommt es nicht zur Differenzierung besonderer Zellen und Zellgewebe für die Reizleitung. Es scheinen vielmehr alle Zellen — vielleicht mit Ausnahme der Gefäßbündelbestandteile — der Reizleitung zu dienen. Nun ist aber doch die Zellwand wohl diesem Vorgange hinderlich. Als man deshalb auf die Reizleitung im Pflanzenkörper aufmerksam geworden war, hat man das Augenmerk darauf gerichtet, ob nicht unmittelbare Verbindungen zwischen den Protoplasten nachweisbar seien. Der Nachweis gelang tatsächlich nach vielfachen Mißerfolgen im Jahre 1879, nachdem man besondere Methoden der Sichtbarmachung gefunden hatte. Seitdem wissen wir, daß die meisten Protoplasten durch sehr feine Plasmaverbindungen, die „Plasmodesmen" miteinander in Verbindung

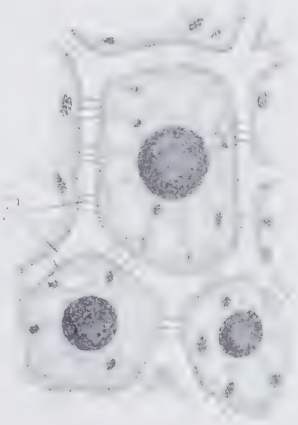


Abb. 44. Pflanzenzellen, deren Scheidewände von feinen, die Zellen verbindenden Protoplasmafäden (Plasmodesmen, P) durchsetzt sind.

stehen (Abb. 44), und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß sie der Reizleitung dienen. Die Reizleitung der Pflanze steht allerdings in der Geschwindigkeit weit hinter derjenigen der Tiere zurück. Während sie in tierischen Nerven über 30 Meter in der Sekunde betragen kann, hat man sie bei Pflanzen zu höchstens 20 Millimeter in der Sekunde bestimmt; manchmal beträgt sie gar nur 1 bis 2 Millimeter während 5 Minuten. Die hohe Geschwindigkeit der Reizübertragung im Blattstiel der Sinnpflanze (Mimosa pudica) — bis 100 Millimeter in der Sekunde — erklärt sich daraus, daß es sich hier um mechanische Übertragung durch den Zellsaft langer, schlauchartiger Zellen, beruhend auf Störungen des hydrostatischen Gleichgewichts, handelt.

B. Das Nervensystem und seine Aufgaben.

Die einfachste Form des Nervensystems finden wir, wie schon angedeutet wurde, bei den polypenförmigen Pflanzentieren, z. B. den Süßwasserpolypen (Abb. 43). Hier liegen in der Tiefe des Ektoderms, zwischen den übrigen Zellen desselben eingebettet, kleine, durch feinste Fortsätze miteinander in Verbindung stehende Zellen (N), die somit ein Netzwerk bilden. Diese Zellen treten einerseits mit Sinneszellen (S) in Verbindung, deren feine Fortsätze zwischen den anderen Ektodermzellen hervortreten, andererseits mit Längsmuskelfibrillen, welche sich als Auswüchse der Innenenden der großen Ektodermzellen gebildet haben. Mit Hilfe dieses Apparates können wir uns die plötzliche Zusammenziehung eines Polypen erklären, den wir an irgendeiner Stelle seines Körpers berührt haben. Offenbar wird zunächst die Sinneszelle erregt und durch die Faserverbindung wird diese Erregung über die „Ganglienzellen" (N) als Zwischenstation zu den Muskelfibrillen geleitet, wo die Nervenerregung in Muskelkontraktion umgesetzt wird. Da nun aber die ersten Ganglienzellen, welchen die Erregung zugeführt wird, durch Nervenfibrillen mit den übrigen Ganglienzellen in Verbindung stehen, so bleibt die Kontraktion der Muskelfibrillen nicht auf die von dem Reiz betroffene Gegend des Tieres beschränkt, sondern kann sich über den ganzen Körper ausbreiten und so die Zusammenziehung des ganzen Polypen hervorrufen. Als Aufgabe der einzelnen Ganglienzelle erscheint danach die Überleitung der Erregung von der Sinneszelle oder den Sinneszellen zur Muskelfibrille, dem reizbeantwortenden Organ, und diese Überleitung erfolgt durch Fortsätze der Ganglienzelle, die Nervenfibrillen. Wir können das auch durch das Schema der Abb. 45 ausdrücken, wo S eine Gruppe von Sinneszellen bedeutet und M eine Muskelfaser, die wir uns aber auch durch eine Drüsenzelle als reizbeantwortendes Organ ersetzt denken können.

Abb. 45. Schema der einfachsten Reizleitung. S Sinneszelle, G Nervenzelle (Ganglienzelle), N Nervenfaser, M Muskelfibrille.

Diese einfache, „diffuse" Form behält das Nervensystem jedoch nur bei den polypenförmigen Pflanzentieren, schon bei den Medusen oder Quallen finden wir

Abb. 46. Vorderer Teil des aus Nervenknoten (Ganglien) gebildeten Zentralnervensystems von einem Ringelwurm. G Ganglien.

Abb. 47. Ein Ganglion des Flußkrebses, in welchem ein Teil der Neuronen (Ganglienzellen nebst Nervenfasern) durch besondere Färbemethoden sichtbar gemacht ist. N Neuronen (n. Retzius).

es mehr lokalisiert, indem hier am Rande der Schwimmglocke, wo auch die Sinnesorgane liegen, ein kräftiger, aus vielen Nervenfibrillen bestehender Strang verläuft, der an Ganglienzellen auffallend reich ist. Im großen und ganzen kann man die Weiterbildung des Nervensystems dahin kennzeichnen, daß die Ganglienzellen sich entweder zu Ganglien (= Nervenknoten) vereinigen (bei Würmern, Gliederfüßern, Mollusken, Abb. 46) oder sich in einem röhrenförmigen Zentralorgan sammeln (Rückenmark und Gehirn der Wirbeltiere). Die Ganglien sind unter sich durch Nervenstränge verbunden und bilden auf diese Weise ebenfalls ein zusammenhängendes Zentralorgan. Vom Zentralorgan aber gehen alsdann die wesentlich aus Nervenfibrillen zusammengesetzten Nerven einerseits zu den reizempfangenden Sinnesorganen (rezeptorische Nerven), andererseits zu den beantwortenden Muskeln und Drüsen (effektorische Nerven). Der „Innendienst" des Körpers, der dem zweckmäßigen Zusammenwirken der Organe gewidmet ist, wird bei den Wirbeltieren, wenigstens zum großen Teile, durch zwei mit den Rückenmarksnerven zusammenhängende Ganglienketten besorgt, die man als das „sympathische" Nervensystem oder Eingeweidenervensystem bezeichnet.

Über den feineren Bau des Nervensystems ist noch zu sagen, daß die Grundlage desselben von der Nervenzelle oder Ganglienzelle gebildet wird. Die Nervenfasern, so lang sie auch manchmal sein mögen, haben sich nicht als selbständige Gebilde erwiesen, sondern sind wohl in allen Fällen nichts weiter als Fortsätze der Ganglien-

zellen, die übrigens außer den Nervenfasern häufig auch noch zahlreiche andere Fortsätze tragen. Man hat für die Gesamtheit einer Ganglienzelle nebst ihren sämtlichen Fortsätzen den Ausdruck „Neuron" eingeführt (Abb. 47), so daß man also sagen kann: das Nervensystem baut sich aus Neuronen auf. Dadurch, daß die Neuronen mittels feiner baumförmiger Verästelungen miteinander in Verbindung treten, wird die Überleitung der Erregung von einem Neuron auf andere ermöglicht.

Eine Darstellung der Funktionen des Nervensystems im Tierreich wird dadurch erschwert, daß, wie unsere Selbstbeobachtung uns lehrt, ein Teil dieser Funktionen mit seelischem Leben — Bewußtsein und Gefühl des Wollens — verknüpft ist, und daß die herkömmliche Einteilung der Nerventätigkeiten, weil vom Menschen ausgehend, sich dieses Unterschiedes als trennenden Merkmales bedient. Nun sind aber seelische Vorgänge als solche nicht objektiv beobachtbar; wir erschließen sie selbst bei unseren Mitmenschen tatsächlich erst aus anderen Lebensäußerungen, und das gleiche gilt natürlich für die Tiere, über deren Seelenleben nach Umfang und Qualität deshalb die Ansichten auch ganz außerordentlich auseinandergehen. Will man also, den Grundsätzen der Naturforschung entsprechend, rein objektiv vorgehen, d. h. die Vorstellungen vom Nervenleben der Tiere ganz auf Beobachtung gründen, so ist die zum Teil auf menschliche Selbstbeobachtung begründete Einteilung nicht ohne weiteres verwendbar. Nichtsdestoweniger mag eine kurze Darstellung der für uns in Betracht kommenden Grundzüge hier an den Anfang der Betrachtung gestellt werden.

In erster Linie hat das Nervensystem, wie schon früher ausgeführt wurde, die Aufgabe, die aus der Umwelt durch die Sinnesorgane aufgenommenen Reize zu den antwortenden Organen zu leiten und so ein Handeln zu ermöglichen, das den gegebenen Verhältnissen der Umwelt angepaßt ist. Eine zweite Aufgabe liegt sodann darin, die verschiedenen Organe des Körpers miteinander in Beziehung zu setzen und deren Tätigkeit einheitlich zu gestalten. Das Nervensystem dient also zur Veranlassung von Tätigkeiten und zur Regelung derselben, und von den Aufgaben des Nervensystems verschaffen wir uns deshalb ein Bild, wenn wir die Tätigkeiten des Tierkörpers bzw. Menschenkörpers ins Auge fassen. Für den Menschen unterscheiden wir nun zunächst zwei Gruppen: die unwillkürlichen und die willkürlichen Tätigkeiten, wobei wir die ersteren noch wieder in Reflextätigkeiten und automatische Tätigkeiten sondern.

Der Definition dieser Tätigkeiten müssen wir einige Tatsachen bezüglich des Wirbeltiernervensystems vorausschicken. Das Nervenrohr der Wirbeltiere entsteht im Laufe der Embryonalentwicklung aus einer Längsfurche des Ektoderms an der Rückenseite des Embryos. Indem die diese Furche begleitenden Wülste verschmelzen, schnürt es sich als Rückenmarksrohr vom Ektoderm ab. Das Gehirn bildet sich dann aus drei bläschenförmigen Erweiterungen dieses Rohres (Abb. 48), aus denen als besondere Auswüchse die beiden Großhirnhemisphären, die Augenblasen, die Epiphyse (Zirbeldrüse), die Hypophyse (Hirnanhang) und die Hemisphären des Kleinhirns hervorwachsen. Der diese Gebilde tragende Teil des entwickelten Gehirns heißt der Gehirnstamm; er geht nach hinten in das Rückenmark über. Die Beobachtung hat nun gelehrt, daß die Mitwirkung der Großhirnhemisphären, insbesondere ihrer an Ganglienzellen reichen Rindenschicht, für die

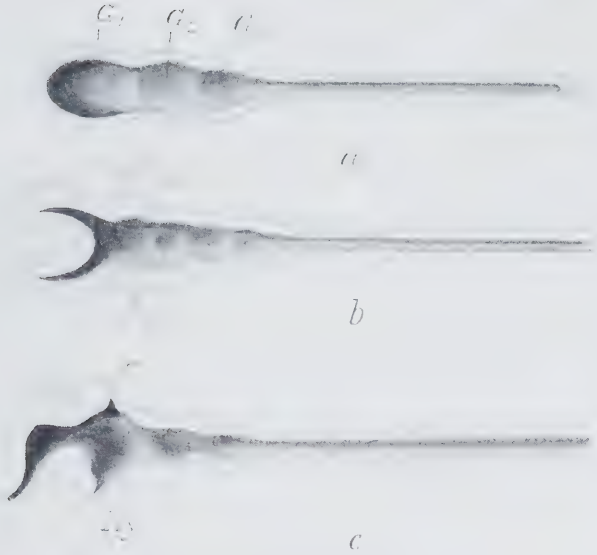


Abb. 48. Schema der ersten Stadien der Gehirnentwicklung bei einem Wirbeltier. a und b Ansichten von oben, c von der Seite. G_1, G_2, G_3 Gehirnbläschen, H Großhirnhemisphären, A Augenblasen, E Epiphyse, Hy Hypophyse.

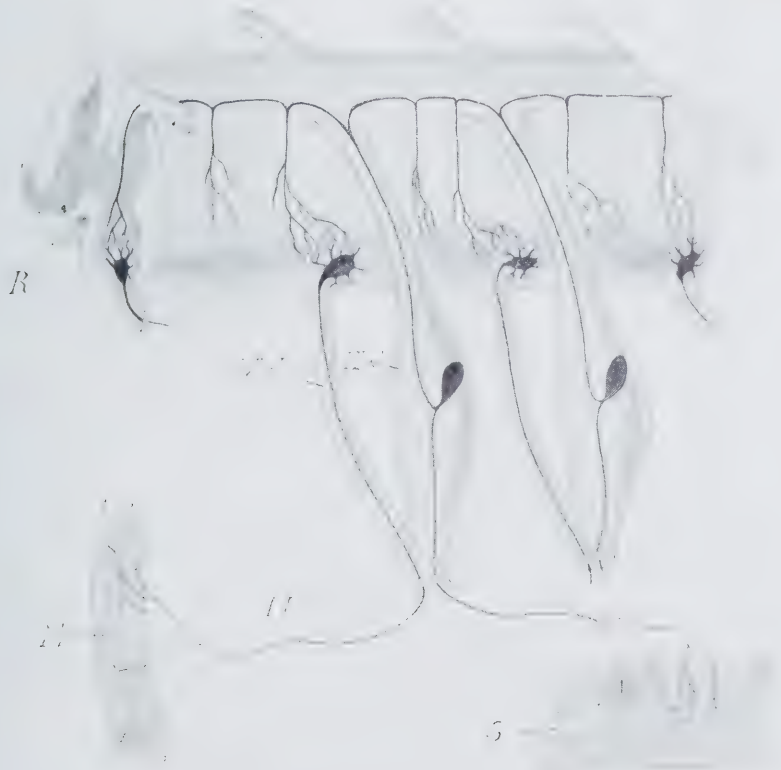


Abb. 49. Schema der Einrichtungen zur Entstehung eines Rückenmarkreflexes. R Rückenmark, HW und VW hintere und vordere Wurzel eines Rückenmarksnerven, N isolierte Nervenfasern, S Sinnesorgan (Haut), M Muskelfaser (n. Wiedersheim).

Entstehung bewußter, willkürlicher Tätigkeiten notwendig ist, während die unbewußten und unwillkürlichen Reflextätigkeiten sich dadurch auszeichnen, daß sie schon durch Vermittlung des Gehirnstammes oder des Rückenmarks, also unter Ausschaltung des Großhirns, zustande kommen. Ein Rückenmarksreflex (Abb. 49) entsteht in der Weise, daß die Erregung einer Sinnesnervenfaser durch die zu einem Ganglion angeschwollene hintere Wurzel des betreffenden Rückenmarksnerven, dem diese Faser angehört, in das Rückenmark selbst geleitet wird, wo mittels baumförmiger Faserverästelungen die Übertragung auf ein anderes Neuron erfolgt. Eine der durch den Rückenmarksnerven ziehenden motorischen Fasern — die Rückenmarksnerven enthalten sowohl rezeptorische als auch effektorische Fasern — erregt dann schließlich eine Muskelfaser und führt somit zur Beantwortung des Reizes, ohne daß das Gehirn irgendwie in Tätigkeit versetzt wurde. Ein bekanntes Beispiel für einen Rückenmarksreflex ist der Kniesehnenreflex, der zustande kommt, wenn man einen Schlag gegen die Kniesehne des willenlos hängenden Unterschenkels ausführt. In entsprechender Weise verlaufen auch die Gehirnstammreflexe, für welche der Pupillenreflex als Beispiel erwähnt sei (Verengung der Pupille bei Erhöhung der Intensität des ins Auge fallenden Lichtes). Zahllose andere Tätigkeiten, wie die Linsenakkommodation für Nah- und Fernsehen, das Schließen der Augenlider bei Gefährdung des Auges, das Zurückzucken der Gliedmaßen bei Stich und Berührung, das Husten, Niesen, Erröten, die Tätigkeit der Schweißdrüsen u. a. gehören zu den Reflextätigkeiten. Da die Ganglienzellgruppen („Zentren") des Rückenmarks durch Faserverbindungen mit dem Gehirnstamm und die Zentren des Gehirnstamms mit denen der Großhirnrinde leitend verbunden sind, so kann eine Reflextätigkeit gleichzeitig auch bewußt werden, ja, sie kann sogar unter Umständen durch Vorgänge im Großhirn gehemmt werden. Aber für die Entstehung der Reflextätigkeit ist der Wille unwesentlich. Das Merkmal des Reflexes liegt also in seinem an mechanische Maschinentätigkeit erinnernden Zustandekommen ohne Mitwirkung des Großhirns. Unter Umständen ist er dem Großhirn ganz entzogen, wie der Pupillenreflex, der sich nicht absichtlich hemmen läßt, sondern durchaus maschinenmäßig verläuft.

Von den Reflextätigkeiten pflegt man die automatischen Tätigkeiten zu unterscheiden, weil sie nicht einmal mehr der Mitwirkung der Rückenmarkszentren notwendig bedürfen, da sie vom „sympathischen" Nervensystem aus geregelt werden, dessen Ganglien die Rückenmarksnerven miteinander verbinden, so daß gewissermaßen eine „Vorinstanz" zur Erledigung solcher Dinge geschaffen ist, mit denen die Rückenmarks„instanz" verschont werden kann. Auf diese Weise wird ein großer Teil des inneren Getriebes im Wirbeltierkörper geregelt, wie Herzschlag, Atmung, Darmbewegung, Drüsensekretion usw. Alle diese Tätigkeiten haben durchaus reflektorischen Charakter. Als reine Innenvorgänge aber und wegen ihrer Erledigung durch Vermittlung besonderer Ganglien verdienen sie von den eigentlichen Reflextätigkeiten unterschieden zu werden.

Während wir mit der Erklärung der Reflexe und der Automatismen noch ganz im Gebiete der Physiologie bleiben, betreten wir mit der Erörterung der Willenshandlungen das Gebiet der Psychologie. Denn bei ihnen scheinen sich ja zwischen die Aufnahme des Reizes und seine Beantwortung Vorgänge ein-

zuschieben, die wir als seelische oder geistige bezeichnen. Durch sie kommt der Reiz nach Qualität und Quantität dem Organismus zum Bewußtsein, zur Empfindung und Beurteilung und führt damit zum bewußten Wollen. Ist es nun wirklich so, daß die Kette der Erregungen von Nervensubstanz, welche uns im Reflex als Reizaufnahme, Fortleitung der Erregung in der Sinnesnervenfaser, Übertragung der Erregung auf ein zweites Neuron und Fortleitung zur Muskelfaser entgegentritt, im Falle der Willenshandlung durch ein seelische Etwas unterbrochen wird? Die ältere Psychologie hat diese Frage auf Grund der Selbstbeobachtung bejaht, denn diese Selbstbeobachtung scheint ja in der Tat zu lehren, daß ein seelischer Vorgang imstande ist, einen körperlichen Vorgang unmittelbar zu beeinflussen. Die einheitliche Naturauffassung aber, zu der wir seit der Anerkennung des Prinzips der Erhaltung des Stoffes und der Energie hinstreben, widerstrebt einer solchen Auffassung. Denn physiologische, d. h. objektiv wahrnehmbare Vorgänge und seelische Erscheinungen sind inkommensurable Größen, bei denen unser Vorstellungsvermögen versagt, wenn wir uns eine Einwirkung der einen auf die anderen veranschaulichen wollen. Darum haben Psychologie und Philosophie nach einem Auswege gesucht, der im folgenden angedeutet sei. Wenn wir annehmen wollen, daß jedem seelischen (bewußten) Vorgange ein Erregungsvorgang in bestimmten Neuronen entspricht, daß der seelische Vorgang also an einen körperlichen gebunden ist, daß dem psychischen Geschehen stets ein physischer (=körperlicher) parallel läuft, so ist die Kette körperlicher Erregungen, in der wir eine Unterbrechung zu finden glaubten, tatsächlich lückenlos geworden und ist geeignet, unser Kausalitätsbedürfnis zu befriedigen. Es ist die von Fechner vertretene Lehre vom psycho-physischen Parallelismus, zu der wir auf diesem Wege gelangen. Das seelische Geschehen, dessen wir uns auf Grund unserer Selbsterfahrung so sicher fühlen, ist danach das Selbsterleben eines Vorganges, der einem mit den nötigen Hilfsmitteln der objektiven Beobachtung versehenen Forscher sich in Gestalt gewisser physischer Vorgänge unseres Großhirns darstellen würde. Fechner hat das in seinem grundlegenden Werke „Elemente der Psychophysik" mit den folgenden Worten erläutert: „Was dir auf innerem Standpunkte als dein Geist erscheint, der du selbst dieser Geist bist, erscheint auf äußerem Standpunkte dagegen als dieses Geistes körperliche Unterlage. Es ist ein Unterschied, ob man mit dem Gehirn denkt oder in das Gehirn des Denkenden hineinsieht."

Aus diesen Andeutungen geht hervor, daß wir mit unseren Betrachtungen über die Funktionen des Nervensystems an einen Punkt gelangt sind, wo der Naturforschung so lange eine Grenze gesetzt ist, wie es ihr nicht gelingt, jene dem seelischen Erleben parallel laufenden hypothetischen Vorgänge mittels neu zu ersinnender Methoden unmittelbar zu beobachten. Wenn nun auch eine solche objektive Beobachtung im einzelnen für alle Zeiten unmöglich sein wird, so sind doch allgemeinere Beziehungen zwischen Großhirn und Seelenleben mit Sicherheit festgestellt. Vor allem kann es als sicher gelten, daß alle Bewußtseinszustände an die an Ganglienzellen ungemein reiche Rindenschicht des Großhirns gebunden sind. Auch hat man in der Großhirnrinde bestimmte „Zentren" nachweisen können, welche mit gewissen Sinnes- und Bewegungsorganen in Beziehung stehen. So kennt man ein Gebiet der Hirnrinde, das dem bewußten Sehen, also den Gesichtsempfin

dungen und Gesichtsvorstellungen dient, und in welchem die Erinnerungsbilder der Erlebnisse des Gesichtssinnes in einer uns freilich ganz unbekannten Weise niedergelegt werden. Während dieses „Sehzentrum" im Hinterhauptslappen der Hemisphären liegt, finden wir das Hörzentrum im Schläfenlappen, das Tastzentrum im Scheitelhirn usw. Wo es sich um gleichzeitige Mitwirkung mehrerer Zentren handelt, treten die jene Zentren verbindenden „Assoziationsfasern" in Tätigkeit. Gleichgelagerte Rindenzentren der rechten und linken Großhirnhälfte sind durch sogenannte Kommissurfasern miteinander physiologisch verknüpft. Aus diesen Bemerkungen ist zu ersehen, daß uns wenigstens einige allgemeine Tatsachen, welche auf einen psycho-physischen Parallelismus hindeuten, bekannt sind.

Wenn wir nun versuchen, uns auf Grund der Kenntnis von den Funktionen des Nervensystems beim Menschen ein Bild von den entsprechenden Vorgängen im Tiere zu bilden, so tritt uns die schon hervorgehobene Schwierigkeit entgegen, welche darin besteht, daß seelische Vorgänge nicht objektiv beobachtbar sind. Selbst bei unseren Mitmenschen schließen wir auf ein dem unsrigen ähnliches Seelenleben lediglich aus gleichartigen Lebensäußerungen, also durch „Analogieschluß". Für die Mitmenschen wird uns die Annahme von der Wesensgleichheit des Seelenlebens besonders deshalb zu einer selbstverständlichen, weil sich die auf dieser Grundlage gebildeten Einzelurteile in der Praxis des menschlichen Zusammenlebens tausendfältig bewähren, und weil vor allem auch noch das Mittel der sprachlichen Verständigung über das eigene Seelenleben hinzukommt.

Anders steht es mit dem Tiere, und deshalb wird der Analogieschluß vom Menschen auf das Tier schon erheblich unsicherer. Bei den höheren Säugetieren glauben wir im allgemeinen zur Übertragung der an uns selbst beobachteten Seelenvorgänge (Empfindung, Vorstellen, Erinnern, Denken, Wollen) berechtigt zu sein, obwohl auch das schon bei genauerer Prüfung sich als willkürliche Annahme erweist. Je weiter aber ein Tier sich in seiner Organisation und Lebensweise vom Menschen entfernt, desto unsicherer wird die Berechtigung zu solchen Analogieschlüssen. Das wird uns besonders klar, wenn wir bedenken, daß die seelischen Vorgänge bei unseren Willenshandlungen an ein hochentwickeltes Großhirn gebunden sind, daß es aber niedere Wirbeltiere gibt, bei denen dieser Gehirnteil eine ganz geringfügige Entwicklung zeigt, und daß der Lanzettfisch (Amphioxus), der allerdings höchstens als ein „Vorläufer" der Wirbeltiere anzusehen ist, noch nicht einmal eine Anschwellung an seinem Rückenmark besitzt, die man als „Gehirn" bezeichnen könnte. Fehlt nun dem großhirnlosen Lanzettfisch jede Spur des „Seelenlebens", ist er vielleicht, des fehlenden Großhirns wegen, nichts weiter als eine „Reflexmaschine"? Und wie steht es endlich mit solchen Tieren, welche ein nach ganz anderem Typus gebautes Nervensystem besitzen oder, wie die Protozoen, überhaupt ganz ohne Nervensystem auskommen müssen?

C. Die Lehre vom Verhalten der Tiere.

Angesichts der hier sich ergebenden Schwierigkeiten ist es begreiflich, daß man versucht hat, den Analogieschluß zunächst auszuschalten und objektiv richtige Tatsachen an die Stelle der doch über den Rang der „Meinung" nicht hinausgehenden

Ergebnisse des Analogieschlusses zu setzen. Zu diesem Zwecke hat sich gegen das Ende des verflossenen Jahrhunderts eine Forschungsrichtung herausgebildet, die im Grunde auf „Tierpsychologie" verzichtet und an ihre Stelle eine „Lehre vom Verhalten" der Tiere setzt. Man kann die zahlreichen Forscher, welche diese Richtung begründet bzw. sich ihr angeschlossen haben, als die Empiriker unter den Tierpsychologen bezeichnen.

Für die empirische Richtung ist das Hauptmittel der Forschung das Experiment, und dieses ist denn auch von Bethe, v. Uexküll, Loeb, Verworn, Jennings und vielen anderen weitgehend ausgenutzt worden. Wir wollen das zunächst an dem Verhalten der Tiere gegen das Licht kennenlernen. Ein einfaches, von Loeb untersuchtes Beispiel diene zur ersten Erläuterung. Die Raupen des Goldafters (Porthesia chrysorrhoea) überwintern in großen, aus zusammengesponnenen Blättern gebildeten „Nestern" an den Zweigen von Laubhölzern. Im Frühjahr, wenn sich die Knospen öffnen, verlassen sie das Nest und kriechen an den Zweigen entlang zu den sich entfaltenden jungen Blättern. Es fragt sich nun, durch welchen Reiz sie zum Hinaufkriechen veranlaßt werden, ob es etwa Riechstoffe sind, die von den Knospen ausgehen, oder vielleicht das Licht oder noch anderes. Loeb hat die Frage durch eine Anzahl sehr hübscher Versuche beantwortet. Bringt man ein solches Nest im Winter ins Zimmer, so verlassen die Tiere das Nest. Tut man eine Anzahl von Raupen in eine weite Glasröhre (Reagenzglas) und legt diese mit der Längsachse senkrecht gegen die Ebene des Fensters, so sammeln sich die Raupen alle am Fensterrande des Glases, wo sie dichtgedrängt sitzen bleiben, falls das Rohr hier geschlossen ist. Dreht man das Reagenzglas dann vorsichtig um 180° in der horizontalen Ebene, so gehen die Tiere sofort wieder an das andere Ende zurück, also zum Fenster hin, und zwar um so rascher, je größer bei gleicher Temperatur die Intensität des Lichtes ist. Es liegen nun zwei Möglichkeiten für die Deutung des Beobachteten vor: entweder suchen die Raupen den hellsten Ort auf, d. h. sie reagieren auf Intensitätsunterschiede, oder es ist die Richtung der Lichtstrahlen, auf die es ankommt. Zur Entscheidung dieser Frage brachte Loeb Raupen in ein Reagenzglas, das wieder senkrecht zur Fensterebene lag und vom Fenster her beleuchtet wurde, aber so, daß die dem Fenster abgewandte Hälfte vom direkten Sonnenlichte, die andere vom diffusen Tageslicht getroffen wurde. Das Ergebnis war, daß die Tiere sich wieder an dem dem Fenster zugekehrten Ende des Rohres sammelten, obwohl dieses schwächer beleuchtet war als das dem Fenster abgewandte. Damit ist erwiesen, daß Intensitätsunterschiede keine Rolle spielen, sondern nur die Richtung der Lichtstrahlen in Betracht kommt.

Verworn, und im Anschluß an ihn auch Loeb, haben, anknüpfend an eine in der Botanik übliche Ausdrucksweise, die Abhängigkeit des Tierverhaltens von der Richtung der Lichtstrahlen als den „Heliotropismus" der Tiere bezeichnet. Auch der Ausdruck „Heliotaxis" oder „Phototaxis" ist später dafür benutzt worden, indem man die Bezeichnung „Heliotropismus" auf die Lichtreaktion festsitzender Organismen, wie der höheren Pflanzen und der Polypenstöcke, beschränkt hat. Wenn wir diese Unterscheidung auch in unserer weiteren Darstellung festhalten, müssen wir die genannten Raupen also als positiv heliotaktisch bezeichnen. Loeb stellt sich nun die Wirkung des Lichtes folgendermaßen vor. Zuerst

bewirkt es eine Einstellung des Tieres in die Richtung der Strahlen. Nehmen wir an, ein beliebiges, zweiseitig gebautes Tier sitze anfangs quer zum Lichtstrahl. Dann wird es auf den beiden Seiten verschieden stark beleuchtet und die vom Lichte abhängigen (chemischen) Vorgänge im Körper des Tieres werden auf beiden Seiten in verschiedener Stärke auftreten. Es ist seiner Meinung nach sogar eine direkte Wirkung des Lichtes auf die Muskulatur denkbar. Wir können z. B. annehmen, die Muskelkontraktion sei bei einem positiv heliotaktischen Tiere auf der stärker beleuchteten Seite stärker als auf der anderen, bei einem negativ heliotaktischen umgekehrt. Bei den Raupen würden auch die symmetrisch verteilten Augen und das von ihnen beeinflußte Nervensystem mit in Betracht zu ziehen sein. Diese Hinweise mögen genügen, um anzudeuten, daß für die Einstellung des Tieres in die Richtung der Lichtstrahlen verschiedene Erklärungsmöglichkeiten vorliegen. Jedenfalls ist es Tatsache, daß es zweiseitig symmetrische Tiere gibt, die bei genügender Intensität des Lichtes sich so orientieren, „daß symmetrische Stellen ihrer Oberfläche unter dem gleichen Winkel von den Strahlen getroffen werden". Wenden sie dabei das Kopfende der Lichtquelle zu, so sind sie positiv, wenden sie es ab, so sind sie negativ heliotaktisch.

Lehrreiche Beobachtungen kann man auch an Wespen anstellen, wenn man auf das Fensterbrett vor geöffnetem Fenster oder auf den Tisch einer nur einseitig offenen Laube im Garten ein 4—5 Zentimeter weites und 15—20 Zentimeter langes Glasrohr, das an einem Ende zugeschmolzen ist, legt. In die dem Fenster zugekehrte Öffnung schieben wir eine Glasplatte mit einem Honigtropfen. Sobald eine Wespe den Honig gefunden hat, drehen wir das Rohr um 180°. Die aufgeschreckte Wespe bewegt sich nun unbedingt dem Lichte zu, d. h. zum geschlossenen Ende des Rohres, und sie findet erst nach längerer Zeit — es kann 10 Minuten dauern — den Ausweg. Verschließt man, während die Wespe gefangen ist, das Rohr mit einem Korken und dreht es mehrfach um 180°, so sieht man die Wespe jedesmal zum Fenster hin sich bewegen. Hier liegt also ein Trieb vor, der für ein Tier, das wie die Wespe in dunklem Neste haust und unter Umständen, falls das Nest sich nämlich in der Erde befindet, sogar einen kürzeren oder längeren Gang passieren muß, um das Nest zu verlassen, durchaus zweckmäßig ist. Der Zug ins Freie und der Zug ins Helle bedeuten hier praktisch dasselbe, und nur die Tücke des Experimentators macht den Trieb ins Helle hinein, die „positive Heliotaxis", vorübergehend höchst unzweckmäßig.

Wie in dem geschilderten Beispiel das Licht, so ist auch die Reizung durch Wärme, Druck (Berührung), Schwerkraft und chemische Substanzen eingehend untersucht worden und hat dazu geführt, eine Thermotaxis, Thigmotaxis, Geotaxis und Chemotaxis der Tiere zu unterscheiden. Ganz besonders aber hat diese Methode, die Reaktionen der Tiere zu beschreiben, Anklang bei der Untersuchung der niedersten Tiere und Pflanzen, also der Einzelligen, gefunden. Lag es doch nahe, bei diesen einfachsten Tieren auch eine besonders einfache Art des Verhaltens und besonders einfache Reizvorgänge anzunehmen.

Beobachtet man gewisse Wimperinfusorien, wie z. B. Paramaecium, das „Pantoffeltierchen", unter dem Mikroskope, so sieht man, wie sie sich bald um kleine Luftblasen herum ansammeln, die vielleicht zwischen Objektträger und Deckglas eingeschlossen sind, oder wie sie schließlich fast alle an dem Rande des

Deckglases zu finden sind, vereint mit Bakterien und Geißelträgern, die offenbar durch das gleiche Bedürfnis dorthin geführt sind. Es ist wohl kein Zweifel, daß es der Sauerstoff ist, der hier anlockend wirkt, daß wir es also mit einer positiven „Chemotaxis" zu tun haben. Bringt man aber in ein solches Präparat mittels einer feinen Glasröhre einen Tropfen einer schwachen Kochsalzlösung (vielleicht $^1/_4$%), so daß das Kochsalz allmählich in das umgebende Wasser diffundiert, so ziehen sich die Paramäzien zurück. Mischt man das Wasser des Präparates mit schwacher Kochsalzlösung und bringt dann in dasselbe einen Tropfen reines Wasser, so sammeln sich alle Pantoffeltierchen im letzteren. Sie erweisen sich also nach Verworn-Loebscher Ausdrucksweise gegenüber dem reinen Wasser positiv, gegenüber dem Salzwasser negativ chemotaktisch. Schwache Säurelösungen, auch Kohlensäure, wirken positiv.

Füllt man ein enges Reagenzglas mit Wasser, das viele Paramäzien enthält, und stellt es an nicht zu warmem Orte senkrecht auf, so haben nach einigen Stunden die Tiere sich an der Wasseroberfläche angesammelt. Man hat also den Eindruck, daß, wie in den erstgenannten Chemotaxisversuchen, der von oben in das Wasser diffundierende Luftsauerstoff den Bewegungsreiz ausgelöst hat. Wiederholt man aber den Versuch in einem Reagenzglase, welches man so aufgestellt hat, daß das geschlossene Ende oben, das offene aber unten ist und in Wasser taucht, so wandern die Tiere ebenfalls nach oben, obwohl dort jetzt keine Luft ist. Durch solche und ähnliche Versuche läßt sich ein Bestreben der Pantoffeltierchen, nach oben zu schwimmen, beweisen, also eine „negative Geotaxis". Daß auch Temperaturunterschiede zu Bewegungen führen, sieht man, wenn man ein Paramäzienpräparat auf einen Blechkasten legt, der Wasser von 50° C enthält, so daß das Wasser unter dem Deckglase vielleicht auf 40° erwärmt wird. Setzt man dann auf das Deckglas einen Tropfen kalten Wassers, so sammeln die Tiere sich alsbald unter diesem Tropfen an (negative „Thermotaxis").

Es ist auffallend, daß wir bei Paramaecium und seinen Verwandten keinerlei reizaufnehmende Organe, also Sinnesorgane, beobachten. Wir müssen daraus wohl den Schluß ziehen, daß das Protoplasma als Ganzes bzw. die ganze Körperoberfläche für die in Frage kommenden Reize empfindlich ist, so wie eine Amöbe ja schließlich auch an allen Stellen ihres Körpers Nahrung aufnehmen kann, also offenbar chemischen Reizen zugänglich ist, sowie an allen Stellen der Oberfläche durch unsanfte Berührung gereizt und zur Flucht veranlaßt werden kann. Ausgeschlossen ist es natürlich nicht, daß bei Tieren von der Organisation der Infusorien die Reizbarkeit über die Körperoberfläche verschieden verteilt ist. Bestimmt erwiesen ist das für die Lichtreizung bei Euglena, dem „Augentierchen". Hier findet sich nahe dem, die Geißel tragenden Vorderende ein roter Fleck (Taf. I), wie auch z. B. die Geißelzellen des „Kugeltierchens" (Volvox) mit einem ähnlichen Fleck versehen sind. Engelmann hat schon 1882 nachgewiesen, daß der eigentlich lichtempfindliche Teil des Tieres das vor dem „Augenfleck" gelegene Protoplasma ist. Danach dürfte das Pigment dieses Fleckes wohl als eine Art Lichtschirm aufzufassen sein, der zusammen mit der lichtempfindlichen Protoplasmapartie ein Organ bildet, das geeignet ist, bis zu einem gewissen Grade eine Richtungsänderung des Lichtes dem Organismus bemerkbar zu machen. Denn bei gewissen Lagen der Zelle wird

der reizaufnehmende Teil des Organs durch das Pigment beschattet, in anderen wird er dagegen voll beleuchtet usw.

Wir wenden uns nun zur Kritik der Loebschen Theorie. Die Wespenversuche, über welche vorhin berichtet wurde, geben dazu vortreffliche Gelegenheit. Der Schreiber dieser Zeilen*) hat zu diesem Zwecke einzelne, durch Honigtröpfchen angelockte Wespen mit einem Tuschefleck gekennzeichnet. Sie kamen immer wieder zur Honigquelle zurück und wurden jedesmal in die früher erwähnte Glasröhre gelockt. Es wurden nun die Zeiten aufgeschrieben, welche solch ein Tier brauchte, um den Ausweg zu finden, und es ergab sich, daß diese immer kürzer wurden, bis schließlich die Wespe nach ihrer Sättigung das Glasrohr sicheren Fluges ohne Suchen verließ. Solche Versuche lassen erkennen, daß die Wespen imstande sind, gemachte Erfahrungen sinngemäß zu verwerten, ein Ergebnis, das sich zweifellos mit der Annahme einer mechanisch wirkenden Heliotaxis nicht mehr erklären läßt.

Um die Berechtigung der Verworn-Loebschen Theorie auch für die einzelligen Organismen zu prüfen, wollen wir das Verhalten von Euglena benutzen. Zu diesem Zwecke legen wir ein enges Reagenzglas, das mit Euglena-Wasser gefüllt und durch einen Kork lose verschlossen ist, wagerecht und mit seiner Längsachse senkrecht zum Fenster. Wenn starkes Tageslicht einfällt, schwimmen alle Euglenen vom Fenster fort. Schiebt man nun aber über das dem Fenster abgewandte Ende des Rohres eine Papphülle, so sammeln sich alle Tiere an der Grenze von Licht und Schatten an, ein Zeichen, daß ihnen eine mittlere Lichtstärke am besten zusagt, Dunkelheit aber auch abschreckend wirkt. Damit ist offenbar eine feine Unterschiedsempfindlichkeit für Licht erwiesen. Diese Beobachtung mit bloßem Auge ergänzen wir nun durch zwei wichtige Versuche, die Jennings bei mikroskopischer Beobachtung ausführte. Auf einen Objektträger wird eine dünne Wasserschicht mit Euglenen gebracht und in der Nähe eines Fensters beobachtet. Sobald alle Tierchen sich nahe der Fensterseite befinden, wird das Licht plötzlich durch die davorgehaltene Hand abgeschwächt. „Sofort geben alle die Fluchtreaktion (Abb. 50); d. h. sie halten an oder schwimmen einen Augenblick rückwärts und drehen dann stark nach der dorsalen Seite, so daß das Vorderende im Kreise herumschwingt." (Hierzu sei bemerkt, daß die „dorsale" diejenige Körperseite ist, wo sich der Augenfleck befindet; die Geißel ist etwas „ventral" befestigt.) Darauf schwimmt das Tier in einer dieser abweichenden Richtungen wieder vorwärts. Jennings drückt es in seinem wertvollen Buche: „Das Verhalten der niederen Organismen" auch so aus: „Bei plötzlicher Abnahme der Lichtstärke versucht der Organismus nacheinander viele verschiedene Richtungen, um schließlich eine davon zu verfolgen". Ein zweiter Versuch besteht darin, daß man eine bestimmte Stelle des Wassers von unten her dauernd mittels des Mikroskopspiegels belichtet, während das übrige Wasser im Schatten liegt. Dann „bildet sich im Laufe der Zeit an der belichteten Stelle eine dichte Ansammlung. Die Beobachtung ergibt daß die Euglenen in dem dunkleren Teile aufs Geratewohl umherschwimmen, und viele von ihnen kommen auf diese Weise in die belichtete Zone. Bei diesem

*) Genaueres in: Schäffer, Biologisches Experimentierbuch. Berlin und Leipzig 1913.

Übergange aus dem Dunkeln ins Helle erfolgt keine Reaktion. In dem belichteten Teile schwimmen sie dann ebenso in allen Richtungen umher. Sobald aber ein Tier die äußere Grenze der hellen Zone erreicht, gibt es die typische Fluchtreaktion; es prallt zurück, dreht nach der dorsalen Seite und kommt so wieder in die belichtete Gegend hinein." Seit Engelmann, der ähnliches auch an gewissen lichtempfindlichen Bakterien beobachtet hat, spricht man in solchen Fällen geradezu von einer „Lichtfalle", in der sich die Tiere gleichsam gefangen haben. Fügen wir noch hinzu, daß nach den Beobachtungen von Jennings Euglena sich nicht geradlinig vorwärts bewegt, sondern bei der Vorwärtsbewegung unter andauernder Drehung des Körpers um seine Längsachse eine Spiralbahn beschreibt, so ergibt sich also, daß dieser einzellige Organismus seine durch den Körperbau bedingte charakteristische Reaktions- und Bewegungsweise hat. Paßt diese nun aber zu dem Loebschen Schema der Orientierung, d. h. der Einstellung in die Richtung der Lichtstrahlen? Loebs Schema lautet etwa so: Einseitiger Reiz, z. B. Lichtreiz, ruft verschieden starke Reaktion der Körperseiten hervor. Das erzeugt beim Pflanzenstengel verschieden starkes Wachstum und infolgedessen Krümmung zur Lichtquelle hin; beim Tierkörper aber führt es zu stärkerer oder schwächerer Muskeltätigkeit der rechten und linken Seite und dadurch zur Einstellung der Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen, entweder mit dem Vorderende zur Lichtquelle hin (positive Reaktion) oder von der Lichtquelle fort (negative Reaktion). Loeb sagt wörtlich: „Diese Tropismen sind für Pflanzen und Tiere ganz dieselben. Ihre Erklärung hängt erstens von der spezifischen Reizbarkeit gewisser Elemente der Körperoberfläche und weiter von den Symmetrieverhältnissen des Körpers ab." Ist aber die richtige Einstellung des Körpers erst einmal erfolgt, so geschieht die Fortbewegung nunmehr in geradliniger Richtung zur Reizquelle hin oder von ihr fort. Davenport schildert die Anwendung der Theorie auf die Lichtflucht des Regenwurmes etwa folgendermaßen. Wenn das Licht seitlich auf den Körper auftrifft, erschlaffen die Muskeln der beleuchteten Seite unter dem Einflusse dieser Belichtung, während die der dunklen Seite sich zusammenziehen. „Unter diesen Umständen krümmt sich das Tier nach der dunkleren Seite, und da seine Kopfgegend am empfindlichsten ist, beginnt hier die Reaktion. Infolge des Fortbestehens der Ursachen wird sich das Tier weiter vom Lichte fortwenden, bis

Abb. 50. Fluchtreaktion von Euglena (n. Jennings).

beide Seiten gleichmäßig belichtet sind." Schließlich arbeiten die Muskeln beider Seiten gleichmäßig.

Wie steht es nun aber mit der Anwendbarkeit dieses Schemas auf die Einzelligen? Da muß man sagen: auf alle diejenigen, welche wie Euglena und Paramaecium sich unter gleichzeitiger Rotation um ihre Längsachse fortbewegen, paßt es in keiner Weise, denn das Schema setzt voraus, daß zwei Körperseiten verschieden gereizt werden. Bei Rotation des Körpers aber werden ja alle Körperflächen nacheinander von beiden Reizstärken getroffen, also z. B. stark und schwach belichtet, und die Wirkungen müssen sich schließlich gegenseitig aufheben. Das Schema paßt allenfalls für ein kriechendes oder mit dauernd gleichgelagerter Bauchseite schwimmendes oder fliegendes Tier, nicht aber für ein gleichzeitig rotierendes. Da nun aber doch tatsächlich eine Einstellung in die Lichtrichtung zustande kommt, so muß ihre Erklärung auf andere Weise erfolgen. Nach Jenningsscher Auffassung ist es eine mehrfach erfolgende typische Schreckbewegung, die jedesmal dadurch hervorgerufen wird, daß während der Rotation des Körpers das lichtempfindliche Protoplasma von Zeit zu Zeit in den Schatten des roten Augenflecks gelangt. Diese Bewegungen, die, wie schon geschildert, jedesmal mit einer Schwankung der Körperachse verbunden sind, führen nach Jennings zu einem „Ausprobieren" der richtigen Körperrichtung. Das letzte Wort in dieser Frage mag damit noch nicht gesprochen sein. Es ist möglich, daß Alverdes im Rechte ist, wenn er auch die Darstellungen von Jennings, für welche hier natürlich nur ein Beispiel angedeutet werden konnte, noch für allzu schematisch hält. Es scheint in der Tat, als ob die Variabilität des Verhaltens weit größer ist, als man nach Jennings vermuten sollte. Aber das eine ist schon durch die Ergebnisse dieses Forschers, auch wenn sie noch erheblich modifiziert werden müssen, erreicht: das Loebsche Schema der Heliotaxis und damit auch der übrigen Taxien ist auch für die niedersten Organismen als etwas Unwirkliches erkannt. Man wird in kurzer Ausdrucksweise auch weiterhin von Heliotaxis usw. sprechen dürfen. Das Zustandekommen der Reaktion wird jedoch in jedem Falle besonders zu untersuchen sein, von einem allgemeinen, grundsätzlich gleichen Mechanismus dafür kann nicht die Rede sein.

D. Die Frage der Tierseele.

Man erkennt, daß die Verhaltenslehre gegenwärtig eine Entwicklung durchmacht, wie man sie in neu begründeten Wissenszweigen des öfteren beobachten kann: Dinge, die anfangs als einfach angesehen werden, erkennt man nach und nach als wesentlich komplizierter. Das kann jedoch die Hoffnung nicht beeinträchtigen, daß es gelingen wird, in einer von größeren Unsicherheiten befreiten Verhaltenslehre dereinst eine sichere Unterlage für die Beurteilung der Tierseele zu gewinnen. Die Ablehnung, mit der zahlreiche Forscher auf dem Gebiete des Tierverhaltens der Frage nach dem Seelenleben der Tiere gegenüberstehen, ist, wie wir schon früher gesehen haben, die Folge einer streng kritischen Methodik, die es ablehnt, den Analogieschluß als wissenschaftliches Arbeitsmittel zu verwenden. Es ist aber andererseits nicht zu leugnen, daß damit eine Lücke in unserem Bilde vom Tierleben bestehen bleibt, die jeder empfinden muß, der in den Tieren nicht

nur Forschungsobjekte, sondern auch Subjekte sieht, mit denen wir Menschen durch die vielfachsten „persönlichen" Beziehungen eng verknüpft sind. Trotz aller Erkenntniskritik, die uns lehren will, daß das Reden vom „Bewußtsein" eines anderen ein Widersinn ist, kommt doch niemand praktisch um die Vorstellung herum, daß es auch im Tiere Bindeglieder zwischen äußerem Reiz und Tätigkeit gibt, von denen sicherlich ein Teil von Bewußtsein begleitet ist, und es erhebt sich die Frage: Gibt es gar kein Mittel, mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit bewußte Reaktionen zu erkennen? Oder muß die „Seele", als Inbegriff bewußten Lebens, dauernd aus der wissenschaftlichen Tierlebenskunde verbannt bleiben?

Die Antwort lautet: Da eine Auffassung von der Tierseele nur mittels des Analogieschlusses vom Menschen auf das Tier gewonnen werden kann, so kann es sich nur um *Zuordnung menschlicher Seelenelemente* zu den beobachteten Tiertätigkeiten handeln. Diese Zuordnung aber bedeutet keinerlei neue *Erkenntnis*, sondern kann nur den Charakter einer *Festsetzung*, einer *Definition* haben. Eine solche Festsetzung auf Grund einer „Übereinkunft" ist wohl denkbar, und sie ist im Grunde auch schon seit langem erfolgt. Das objektive Merkmal, das schon zahlreiche Tierpsychologen als Kriterium des Bewußtseins in Anspruch genommen haben, ist die „Erfahrung". Wenn wir aufhören, als Hauptgruppen der nach außen gerichteten Tätigkeiten Reflexe und Willenshandlungen zu unterscheiden, wenn wir vielmehr die Reaktionen der Tiere in solche gliedern, die sich 1. ganz auf *ererbter* Grundlage des Nervensystems oder des Protoplasmas vollziehen, sowie 2. solche, die auf „Erfahrung" im individuellen Leben beruhen oder, wie man auch sagen kann, auf „Lernfähigkeit", so haben wir eine Einteilung, die auch der Tierverhaltensforscher sehr wohl verwenden kann. Unter „Erfahrung" brauchen wir uns nämlich zunächst durchaus nichts Psychisches vorzustellen. Wir können sie vielmehr als eine durch wiederholte gleichartige äußere Reize und daraufhin erfolgte Reaktionen verursachte Organisationsänderung im Zentralnervensystem auffassen, welche eine neue Reaktion auf den alten Reiz bedingt. Erfahrung ist also nachgewiesen, wenn ein Tier auf einen Reiz anders, und zwar zweckmäßiger reagiert als in früheren Fällen ähnlicher Art. Wir können aber auch sagen: das Tier hat „*gelernt*", zweckmäßig zu handeln, und nichts liegt näher als die Annahme, daß *der Nachweis einer solchen Erfahrungswirkung auch ein Hinweis auf seelische Vorgänge im Tiere ist*. Nur vor einem wird man sich hüten müssen: alle *Erfahrungshandlungen* auch für *Intelligenzhandlungen* zu halten. Das würde zu weit gehen. Weist doch selbst die Entwicklung des *menschlichen* Geisteslebens eine Stufe auf, wo — im frühen Kindesalter — trotz andauernden Sammelns von Erfahrungen von einer eigentlichen Intelligenz, d. h. einer bewußten Einsicht in den Zusammenhang der Ereignisse ganz bestimmt nicht die Rede sein kann. Wenn wir deshalb von Erfahrungshandlungen im Gegensatze zu Reflextätigkeiten sprechen, gehen wir also der im Tierleben so schwierigen Intelligenzfrage bei unserer grundlegenden Einteilung zunächst aus dem Wege. Die Intelligenzhandlung ist alsdann die höchste Form der Erfahrungshandlung.

Es ist nun von größtem Interesse, genauer zu verfolgen, in welchem Maße die Tiere imstande sind, Erfahrungen zu sammeln. Zahlreiche neuere Untersuchungen sind deshalb auf das „Lernvermögen" der Tiere gerichtet gewesen. Für das höhere

Tier ist das „Lernen", beispielsweise auch in Form der „Dressur", allbekannt. Für Wirbellose ist es durch zahlreiche Beispiele belegt, es sei nur an das Ergebnis des letzten Wespenversuches erinnert. Am wesentlichsten ist uns die Frage, wie weit Erfahrung und Lernen im Tierreiche abwärts reicht. Vor allem: sind auch einzellige Organismen fähig, Erfahrungen zu sammeln oder, anders ausgedrückt, sind auch ihre Tätigkeiten modifizierbar? Oder erfolgen sie durchaus reflexartig, und besteht deshalb wenigstens für diese niedersten Organismen die Reflextheorie zu Recht?

Als Antwort auf diese Fragen können die Worte dienen, mit denen Jennings in seinem früher zitierten Buche den Abschnitt über die Veränderlichkeit des Verhaltens der Infusorien schließt. Er sagt: „Ein einzelnes Tier verhält sich unter den gleichen äußeren Bedingungen nicht stets in derselben Weise; das Verhalten hängt vielmehr von dem physiologischen Zustande des Tieres ab. Die Reaktion auf irgendeinen gegebenen Reiz verändert sich nach der vorherigen Erfahrung des Tieres . . . Die Erscheinungen sind daher denjenigen ähnlich, die sich bei dem „Lernen" höherer Tiere zeigen, nur daß die Modifikationen von weniger komplizierten Verhältnissen abhängen und kürzere Zeit anhalten." Jennings findet schließlich Spuren einer primitiven Art, Erfahrungen zu sammeln, selbst bei den Amöben, und zwar bei ihrer Nahrungsaufnahme.

Mit solchen Feststellungen sind unsere Auffassungen des Tierlebens wohl endgültig von der reinen Reflextheorie abgerückt, welche uns selbst ein Tier von den komplizierten Eigentümlichkeiten einer Ameise als eine Reflexmaschine darstellen wollte, und wir sind zu dem Standpunkte zurückgekehrt, den schon 1872 Karl Möbius einnahm. Er sagte damals bezüglich der Protozoen: „Wenn wir auch diesen einfachen Wesen, die weder Nerven noch Sinnesorgane besitzen, und die mit der überall gleichartigen Weichmasse ihres Körpers alle für ihre Erhaltung zweckmäßigen Arbeiten ausführen, noch etwas von einem inneren psychischen Leben zugestehen, das wir direkt nur in uns selbst beobachten können, so kann es freilich nur noch eine Spur von dem Reichtum, der Tiefe und der Klarheit des menschlichen Geisteslebens sein, kaum mag es sich zu diesem so verhalten, wie die Einförmigkeit und Unbestimmtheit der dunkelsten Nacht zu der Mannigfaltigkeit und der Deutlichkeit, in welcher in einer sonnigen Landschaft die Gegenstände erscheinen."

Wir wollen diesen Abschnitt mit einer Übersicht der Reaktionen des Tieres schließen. Dazu ist es nötig, zunächst noch, so weit es der Raum gestattet, einen Blick auf die im Tierreich so verbreiteten Instinkttätigkeiten zu werfen, die wir bei unseren Andeutungen über die Funktionen des menschlichen Nervensystems noch unberücksichtigt ließen, obwohl sie auch im Menschenleben bedeutungsvoll genug sind. Mit dem Begriffe Instinkt ist zeitweilig starker Mißbrauch getrieben, vor allem in Zeiten, in denen man zu sagen pflegte: das Tier hat nur Instinkt, der Mensch dagegen Verstand. In diesem Sinne, als besonderes Seelenvermögen, fassen wir heute den „Instinkt" nicht mehr auf. Das Wort soll nur besagen, daß ein auf ererbter Organisation des Tieres beruhender „Antrieb" zu einer gewissen Tätigkeit vorhanden ist. Jede besondere Tätigkeit dieser Art wird natürlich auch auf besonderen Organisationen beruhen, und es hat demnach keinen Sinn, von einem das Tierleben beherrschenden Instinkte zu reden. Faßt man den Begriff

der Instinkttätigkeit in dieser Art auf, dann ist allerdings eine scharfe Grenze zwischen ihr und der Reflextätigkeit nicht zu ziehen. Dann sind, wie das schon Herbert Spencer annahm, die instinktiven Handlungen nur komplizierte Reflexe oder „Kettenreflexe", um einen Ausdruck von Loeb zu verwenden. Bei welchem Grade von Kompliziertheit man anfangen soll, von Instinkttätigkeiten zu reden, ist dann natürlich Sache der Übereinkunft. Unnötig ist jedoch der Begriff deswegen durchaus nicht, denn es ist ein großer Unterschied zwischen der Reflexbewegung eines einzigen Muskels oder — bei den Einzelligen — von nur einer Zelle, und der Herstellung eines komplizierten Kokons durch eine Raupe oder eines Nestes durch einen Vogel. Handelt es sich doch bei dem Kokonspinnen um eine außerordentlich große Zahl von Einzeltätigkeiten, die einzeln betrachtet, wohl reflexartig erfolgen. Die Gesamtheit dieser Tätigkeiten aber hängt von bestimmten Organisationsverhältnissen ab, durch welche sie zu einem einheitlichen Komplex verbunden, auf ein einheitliches Ziel gerichtet werden. Überdies macht sich auf höherer Stufe bei den Instinkthandlungen die Wirkung der Erfahrung häufig stark geltend, so z. B. beim Nestbau der Vögel, der sich, wie Beobachtungen lehren, bei einem und demselben Vogel im Laufe der Jahre vervollkommnen kann, was aber an der instinktiven Grundlage und an der Tatsache, daß die besondere Art des Nestbaues eine angeborene Fähigkeit darstellt, nichts ändern kann.

Fassen wir alles Wesentliche über die Reaktionen des Tieres noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich die folgende Übersicht:

I. Auf ererbter Organisation der lebenden Substanz bzw. Nervensubstanz beruhend:
   1. Stufe: Einfache Reflextätigkeiten und automatische Tätigkeiten.
   2. Stufe: Instinkttätigkeiten.
      a) reine Kettenreflexe,
      b) durch Erfahrung beeinflußte Instinkttätigkeiten.

II. Auf individueller „Erfahrung" und persönlichem „Gedächtnis" gegründete Tätigkeiten: Erfahrungshandlungen.
   1. Stufe: Nichtintelligente Erfahrungshandlungen.
   2. Stufe: Intelligente Erfahrungshandlungen.

In dieses Schema wird man ohne Zwang alle Tätigkeiten des Tieres einordnen können, wenn auch im Einzelfalle vielfach Zweifel über die Richtigkeit der Einordnung bestehen bleiben werden. Wenden wir uns nun zunächst zu den Reaktionen der Pflanze, um vor Abschluß unserer Ansichten über die Tierseele auch die Frage der Pflanzenseele zu streifen.

E. Die Reizbarkeit der Pflanze.

Die Pflanze steht in ihrer Organisation uns Menschen so viel ferner als das Tier, daß dadurch die Gefahr einer bei der Betrachtung der Tiertätigkeiten naheliegenden Vermenschlichung, also eines Abweichens vom objektiven Tatsachenbestande, für das Pflanzenleben wenig in Frage kommt. Daß die Pflanzen aktive Bewegungen ausführen, ist eine Erkenntnis, die erst sehr langsam reifte. Hat doch

Aristoteles, dieser für die Naturauffassung des scholastischen Mittelalters maßgebende Geist, den Pflanzen Empfindung und Bewegung abgesprochen. Obwohl schon Varro (geb. 116 v. Chr.) auf die Sonnenwendigkeit gewisser Blütenköpfchen aufmerksam wurde, obwohl später die sogenannten Schlafbewegungen der Pflanzen entdeckt wurden, ferner das Winden und Ranken, die Krümmungen gegen das Licht und anderes, hat man bis weit in das 18. Jahrhundert hinein an der Auffassung des Aristoteles festgehalten und versucht, einfache mechanische Erklärungen für die angedeuteten Erscheinungen zu geben, die man für etwas ganz anderes hielt als die Bewegungen der Tiere. Tatsächlich ist ja auch der Eindruck, den die Pflanzenbewegungen machen, ein ganz besonderer. Die im Boden verankerte Pflanze wendet ein ganz anderes Bewegungsmittel an als das Tier mit seiner Muskelkontraktion. Ihre Bewegungen beruhen im wesentlichen auf Wachstum. Wenn ein Pflanzensproß sich der Lichtquelle zuwendet, so geschieht das, indem die dem Lichte zugekehrte Seite des Stengels im Wachstum hinter der gegenüberliegenden zurückbleibt, und in ähnlicher Weise beruht auch das Winden und Ranken und vieles andere auf ungleichmäßigem Wachstum der betreffenden Pflanzenteile. Indem man nun annahm, daß es sich hierbei um eine unmittelbare Einwirkung des Lichtes, der Schwerkraft usw. auf die Pflanzenteile handle, suchte man die Annahme einer Reizbarkeit im Sinne der tierischen Reizbarkeit zu umgehen. Höchstens bei Erscheinungen wie dem Zusammenlegen der Blättchen der Sinnpflanze (Mimosa pudica) nach Berührung wurde eine gewisse Reizbarkeit der Pflanze zugegeben. Und doch hätte ja eigentlich die Entdeckung der Schwärmsporenbildung bei Algen, welche Unger im Jahre 1842 bekanntgab, und für welche vorbereitende Beobachtungen sogar schon zu Beginn des 19. Jahrhunderts gemacht wurden, schon zeigen müssen, daß die Pflanzenbewegungen nicht so grundverschieden von denen der Tiere sind.

Von größter Bedeutung für die Entwicklung der Lehre von der Reizbarkeit der Pflanze war der von Charles Darwin geführte Nachweis, daß in vielen Fällen der Ort für die Aufnahme des Reizes in ganz ähnlicher Weise von demjenigen der Beantwortung getrennt ist, wie bei den Tieren. So ist bei Getreidekeimlingen die Spitze der hauptsächliche Aufnahmeort für den Lichtreiz. Bedeckt man sie mit einem undurchsichtigen Hütchen, so krümmt sich auch bei einseitigster Beleuchtung die reizbeantwortende, weit tiefer gelegene Zone des Pflänzchens nicht mehr oder doch weit weniger. Damit war zum ersten Male bei der Pflanze etwas entdeckt, was man mit einem tierischen Sinnesorgan vergleichen mußte, und es waren die neueren Entdeckungen von Sinneszellen, auf welche wir noch eingehen werden, damit vorbereitet. Ein Schritt von sehr weittragender Bedeutung war sodann die Entdeckung der Reizschwelle, also einer Erscheinung, die von der Untersuchung der menschlichen und tierischen Sinnestätigkeiten bereits gut bekannt war. Man versteht darunter bekanntlich die geringste Reizstärke, welche eben noch imstande ist, ein Sinnesorgan zu erregen und eine Reaktion zu bewirken. Indem man nun fand, daß auch bei den Pflanzen die Bewegung ganz ausbleibt, wenn der Reiz zu schwach ist, war eine weitere wichtige Übereinstimmung zwischen Tier- und Pflanzenleben festgestellt und das Vorhandensein eines „Sinneslebens" bei der Pflanze erwiesen.

Dazu kam als weitere Übereinstimmung die Erscheinung des Stimmungswechsels. So können Pflanzen, die in der Regel dem Lichte zustreben, bei sehr hoher Lichtstärke sich von der Lichtquelle abwenden. Bakterien, welche von gewissen Lösungen angelockt werden, fliehen den gleichen Stoff, wenn er ihnen in zu hoher Konzentration dargeboten wird. Und eine Umstimmung aus inneren Gründen ist es, wenn ein wagerecht wachsendes Rhizom im Boden seine Spitze plötzlich aufwärts wendet, um einen oberirdischen Sproß zu treiben.

Zunächst wird es nötig sein, daß wir uns einen Überblick über die verschiedenen Bewegungsarten und die Reize, durch welche sie hervorgerufen werden, verschaffen. Was zunächst die Reize betrifft, so kommen bei der Pflanze nur die folgenden in Betracht: Licht, Wärme, Schwerkraft, Berührung und chemische Reize. Von Bewegungsarten sind zweierlei zu unterscheiden. Erstens solche, die unabhängig von der Richtung sind, in welcher der Außenreiz die Pflanze trifft, wie z. B. die Bewegungen der Laubblätter bei der Sinnpflanze (Mimosa) oder der Venusfliegenfalle (Dionaea) und das Öffnen und Schließen der Blüten unter dem Einfluß von Licht und Wärme. Die zweite Gruppe sind die Richtungsbewegungen. Hierbei ist die Richtung der Bewegungsreaktion von der Richtung des Reizes abhängig. Fällt z. B. Licht einseitig auf einen Getreidekeimling, so krümmt er sich zur Lichtquelle hin, und man spricht von Heliotropismus. Trifft es auf eine einzellige Pflanze mit aktiver Beweglichkeit, wie z. B. Euglena, so schwimmt der Organismus als ganzer der Lichtquelle zu oder unter Umständen von ihr fort. Man redet in diesem Falle von Heliotaxis; und man unterscheidet, je nachdem es sich um fest im Boden wurzelnde Pflanzen oder um aktiv schwimmende handelt, noch eine Reihe weiterer „Tropismen" und „Taxien", entsprechend den soeben aufgezählten verschiedenen Reizarten.

Verschieden ist auch die Art und Weise, wie Pflanzenbewegungen zustande kommen. Es wurde schon gesagt, daß die im Boden wurzelnde Pflanze zu ihren Bewegungen hauptsächlich Wachstumskrümmungen benutzt. Dabei wird das Wachstum auf einer Seite eines Stengels oder Blattstieles mehr gefördert als auf der entgegengesetzten, und das Ergebnis ist eine Krümmung in einer Ebene. Wenn aber die Zone der stärksten Verlängerung um einen Stengel herumwandert, so kommt es zur „Zirkumnutation", z. B. bei den windenden Pflanzen, deren Sproßgipfel beim „Suchen" nach einer Stütze einen Kreis oder eine Ellipse beschreibt. Während die auf Wachstumskrümmungen beruhenden Bewegungen, wie wir sie an einseitig beleuchteten Pflanzen, an wagerecht gelegten Wurzeln oder Stengeln, an windenden oder rankenden Pflanzen beobachten, ihrer Ursache entsprechend nur langsam erfolgen, hat die Pflanze noch ein zweites Mittel zur Verfügung, das schnellere Bewegungen hervorruft. Wenn z. B. das Mimosenblatt plötzlich seine Blättchen zusammenlegt und seinen Blattstiel senkt (Abb. 51), so beruht das auf einer schnellen Änderung der Zellenspannung, des „Turgors" der sogenannten Gelenkpolster, indem auf noch unaufgeklärte Weise plötzlich Wasser aus dem Zellsaft in die anstoßenden Interzellularräume austritt. Durch Wiederaufnahme des Wassers können die Zellen dann ihre ursprüngliche Spannung wiedererhalten und damit das Blatt seine ursprüngliche Lage.

Abb. 51.
Die Sinnpflanze (Mimosa pudica).

Die Frage, wie und wo der Reiz, der die Reaktion hervorruft, von der Pflanze aufgenommen wird, hat, wie wir hörten, ja schon Darwin zu beantworten versucht und zwar bei der Untersuchung der Krümmungsbewegungen, welche durch die Schwerkraft und das Licht bewirkt werden. Mit diesem Punkte müssen wir uns nun noch etwas näher befassen. Was zunächst die Schwerkraftwirkungen betrifft, so ist ja bekannt, daß, wenn man Keimpflanzen von Bohnen, Erbsen usw. mit geraden Hauptwurzeln in feuchter Luft wagerecht befestigt (Abb. 52), kurz vor der Wurzelspitze eine Krümmung eintritt, durch welche die Spitze wieder ihre normale Lage senkrecht zur Erdoberfläche erhält (positiver Geotropismus). Von ihr aus findet dann eine Leitung der Erregung zur Wachstumszone statt und ruft dort die Krümmung hervor. Die Krümmungszone selbst ist an der Aufnahme des Reizes nur in geringem Maße beteiligt.

Nachdem man so gewisse Teile der Pflanze als reizaufnehmende erkannt hatte, erhob sich die Frage, ob sich hier nicht Einrichtungen nachweisen lassen, welche uns eine Reizung des Protoplasmas durch die Schwerkraft verständlich machen können. Um die von Haberlandt und Němec begründete Theorie dieser Reizaufnahme verständlich zu machen, müssen wir einen Blick auf das Tierreich werfen. Schon von uns selbst ist uns aus eigener Erfahrung bekannt, daß unsere Körperhaltung durch eigenartige Lageempfindungen — ohne Benutzung des Auges — unbewußt geregelt wird. Das Sinnesorgan dafür, auf dessen Bau wir nicht eingehen können, ist in den Bogengängen unseres Gehörorgans untergebracht. Auch Tiere haben

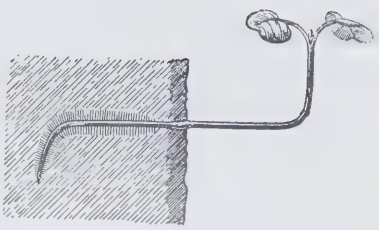


Abb. 52. Geotropische Reaktion eines wagerecht gelegten Keimpflänzchens.

selbstverständlich das Bedürfnis, „oben" und „unten" zu unterscheiden, und an wirbellosen Tieren hat man nun auch verhältnismäßig einfache und deshalb besonders lehrreiche Organe des „Lagesinns" oder „statischen" Sinnes entdeckt. Es handelt sich in allen Fällen um mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume (Zysten), in deren Wandung Sinneszellen liegen, welche durch Vermittlung von Härchen oder Borsten seitens eines beweglichen schweren Körpers gereizt werden, sobald dieser Körper infolge Lageänderung des Tieres verlagert wird (Abb. 53). Bei der Schwimmschnecke Pterotrachea besteht dieser Körper, den man Statolith nennt, aus kohlensaurem Kalk mit einer organischen Grundsubstanz. Bisweilen ist die Zahl der Statolithen größer. Bei den zehnfüßigen Krebsen, deren statisches Organ eine offene Grube im Grundgliede des ersten Fühlerpaares ist, werden Fremdkörper, z. B. Sandkörnchen, als Statolithen benutzt. Da bei jeder Häutung die Wand der Grube mitgehäutet wird und die bisherigen Statolithen damit verloren gehen, muß das Tier sie mittels seiner Scherenbeine jedesmal von neuem einfüllen. Auf diesen Bau gründet sich nun ein lehrreicher Versuch, der von Kreidl mit gewissen Garnelen (Palaemon) ausgeführt wurde und den Hesse in: „Tierbau und Tierleben" mit den folgenden Worten beschreibt: „Eine Garnele wurde nach der Häutung auf Eisenstaub gesetzt und füllte diesen in ihre Statozyten. Diese eisernen Statolithen lassen sich nun durch den Elektromagneten beeinflussen: läßt man den Magneten von der Seite einwirken, so dreht sich der Krebs mit dem Rücken vom Magneten fort, und zwar um so mehr, je näher man den Magneten bringt. Es wirken jetzt auf den Statolithen zwei Kräfte ein: die Anziehung der Erde und die des Magneten; die Resultante der beiden Kräfte läßt dann den Statolithen, der vorher senkrecht nach unten drückte, schräg in der Richtung gegen den Magneten drücken, d. h. in der gleichen Weise, als ob der Krebs unter normalen Umständen mit dem Rücken gegen den Magneten gedreht wäre. Um aus dieser scheinbaren Schrägstellung herauszukommen, macht das Tier eine entsprechende Drehung nach der entgegengesetzten Seite." Allgemeiner kann man den Vorgang auch folgendermaßen erläutern. Es gibt für den Statolithen eine Normallage, die keinen Lageänderungsreiz bedeutet. Sobald er jedoch verlagert wird, übt er einen Reiz aus, der durch Vermittlung des Nervensystems zu Gegenbewegungen führt, bis die

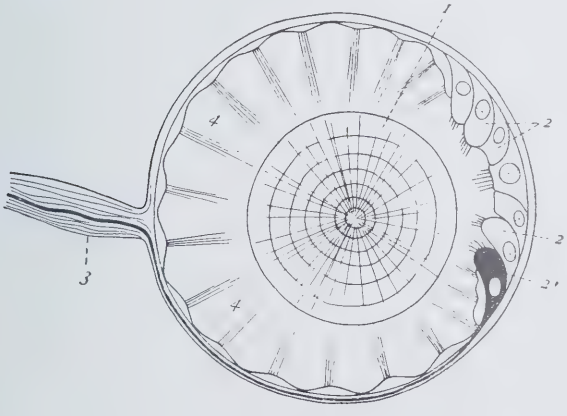


Abb. 53. Statozyste einer Schwimmschnecke (Pterotrachea).

Normallage des Statolithen wieder erreicht ist. Man hat zur Ergründung der Funktion solcher Sinnesorgane noch andere Versuche angestellt, indem man einen Teil der Organe operativ entfernte und die Wirkung der Operation auf die Bewegungen der betreffenden Tiere beobachtete. Alle Ergebnisse beweisen deutlich, daß diese früher für Gehörorgane gehaltenen Gebilde tatsächlich einem Lagesinn dienstbar sind.

Nun hat schon der Botaniker Noll 1892 angenommen, daß die Aufnahme des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen ähnlich erfolge wie bei den Tieren, und zwar durch winzige Statozysten in der der Zellwand anliegenden Protoplasmaschicht. Diese Statozysten dachte er sich unsichtbar klein. Haberlandt und Němec wiesen jedoch im Jahre 1900 nach, daß in gewissen Zellen der höheren Pflanzen Stärkekörner liegen, welche sich von gewöhnlicher Reservestärke dadurch unterscheiden, daß sie sich bei Lageänderung der betreffenden Organe umlagern (Abb. 54) indem sie stets auf die jeweilig unten befindliche Zellwand fallen und dort auf das wandständige Protoplasma einen Druck ausüben. Ermöglicht wird diese Verlagerung dadurch, daß das Protoplasma dieser Zellen, von der äußersten Schicht abgesehen, sehr dünnflüssig ist. In gewöhnlichen Zellen mit zäher flüssigem Protoplasma findet keine solche Umlagerung statt. Hierauf gründeten nun die beiden Forscher ihre Statolithentheorie des Geotropismus, die sie durch zahlreiche Experimente und Beobachtungen gut zu stützen verstanden. Danach gibt es für jedes mit Statolithenstärke versehene Organ eine Normallage der Stärkekörnchen. Ist diese erreicht, so hat das Organ, das ja dem Organisationsplan der Pflanze gemäß einer bestimmten Lage bedarf, keinen Anlaß, seine Lage durch Wachstumskrümmungen zu verändern. Wird aber das Organ verlagert, so drücken die Stärkekörner auf andere Stellen der Plasmahaut als vorher und verursachen einen Reiz, der nun zum Orte der Reizbeantwortung hingeleitet wird und hier eine Krümmung hervorruft, die der Statolithenstärke ihre Normallage wieder verschafft.

Abb. 54.
Zellen mit „Statolithenstärke" aus dem Stengel von Tradescantia.

Die Zellen, welche nach dieser Theorie als Statozysten dienen, finden sich bei den Wurzeln in dem mittleren Teile der Wurzelhaube, bei dem ersten Keimlingsblatte der Gräser in der Spitze dieses Blattes und im Stengel in der den Gefäßbündelzylinder umschließenden „Stärkescheide".

Wie für die Schwerewirkung, so hat man auch für die Wirkung des Lichtes auf die Pflanze nach den Aufnahmeorganen gesucht. Dieser Aufgabe unterzog sich Haberlandt, und er konnte eine ganze Reihe verschiedener Bauarten der von ihm als Lichtsinnesorgane bezeichneten Gebilde nachweisen. Sehr häufig besitzen

die Oberhautzellen z. B. mehr oder weniger ſtark vorgewölbte Außenwände (Abb. 55). Eine einfache phyſikaliſche Betrachtung lehrt dann, daß auftreffende parallele Lichtſtrahlen in einer ſolchen Zelle eine Sammlung erfahren müſſen, welche zur Folge hat, daß das Innere der Zelle oder die Rückwand derſelben ungleichmäßig beleuchtet wird. Bei ſenkrechtem Lichteinfall wird in der Mitte der Rückwand ein hellerer Fleck entſtehen, bei ſchrägem Auftreffen verſchiebt ſich dieſer Fleck nach einer Seite, wie auch durch unmittelbare Beobachtung unter dem Mikroſkope zu erweiſen iſt. Statt aus Zelluloſe kann die Linſe ſogar aus noch ſtärker lichtbrechendem Wachs oder aus Kieſelſäure beſtehen. Schließlich ſei noch erwähnt, daß es auch mehrzellige Lichtſammelapparate gibt, welche Haberlandt wegen ihrer Ähnlichkeit mit einfachſten Tieraugen „Ozellen“ genannt hat.

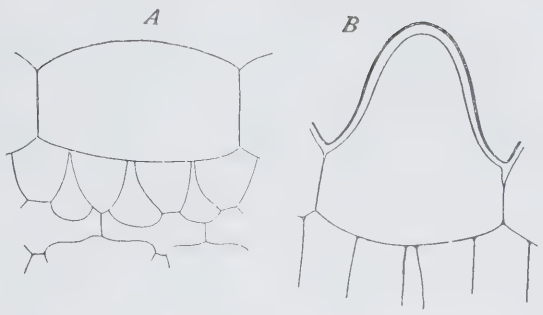


Abb. 55. A Epidermiszelle der Blattoberſeite von Oxalis acetosella. B Desgl. von Anthurium leuconeurum. Stark vergr. (n. Haberlandt).

Es gibt übrigens zahlreiche lichtempfindliche Blätter, deren Epidermiszellen keine Vorwölbung beſitzen, und welche daher der Theorie von Haberlandt ſcheinbar widerſprechen. In ſolchen Fällen iſt dann aber die Rückwand der Zellen ſtets aus mehreren gegeneinander geneigten Flächen zuſammengeſetzt. Ein in die Zelle eintretendes Lichtbündel wird dieſe verſchiedenen Wandteile und ſomit auch das wandſtändige Protoplasma verſchieden ſtark beleuchten. Da Zellen mit vorgewölbter Außenwand in der Regel keine ſo beſchaffene Innenwand beſitzen, ſo werden dieſe auf den erſten Blick der Theorie widerſprechenden Zellen mit ebener Außenwand geradezu eine weitere Stütze der Haberlandtſchen Auffaſſung.

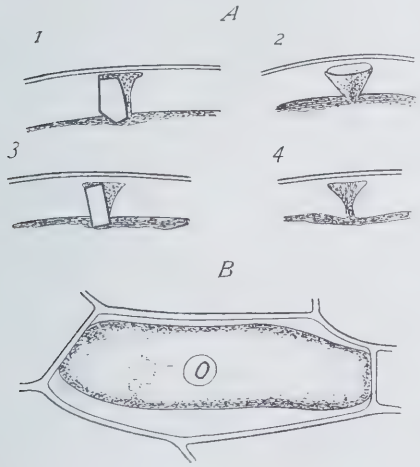


Abb. 56. A Fühltüpfel in der Oberhaut der Ranken des Kürbis (Querſchnitte), B Fühltüpfel in Oberflächenanſicht (n. Haberlandt).

Eine dritte Gruppe von Sinnesorganen der Pflanzen dient zur Aufnahme von Berührungsreizen. Pfeffer hat ſchon 1885 darauf aufmerkſam gemacht, daß an verſchiedenen Ranken ſogenannte „Fühltüpfel“ vorkommen (Abb. 56), die ſpäter von Haberlandt beſonders genau unterſucht ſind. Es handelt ſich um verdünnte Stellen der Außenwand, in welche ein Protoplasmafortſatz hineinragt, der oft auch noch einige winzige Kriſtalle enthält. Es iſt verſtändlich, daß an ſolchen Stellen das Protoplasma weit leichter von einer Reizwirkung erreicht wird als dort, wo die Zellwand ihre normale Dicke hat. Die Rankenreizung tritt, wie ſchon Pfeffer

feststellte, nur ein, wenn der ausgeübte Druck ein schnell wechselnder ist. Unter solchen Umständen sind aber Ranken bedeutend empfindlicher als beispielsweise die menschliche Haut an ihren empfindlichsten Stellen. Gewisse Ranken lassen sich bereits durch ein Baumwollfädchen von 0,00025 Milligramm Gewicht zu Krümmungen veranlassen, falls das Fädchen durch Luftströmungen bewegt und somit Reibung und Druckschwankungen entstehen.

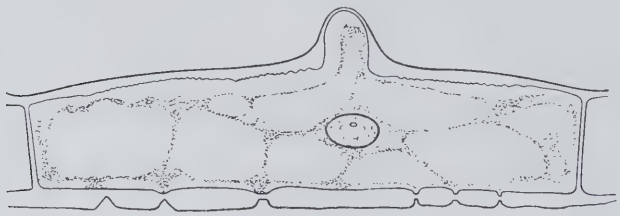


Abb. 57. Oberhautzelle des Staubfadens von Opuntia vulgaris mit einer Fühlpapille. Stark vergr. (n. Haberlandt).

Außer den soeben besprochenen Fühltüpfeln kennt man auch noch Fühlpapillen (Abb. 57), Fühlborsten und Fühlhaare. Die ersteren sind Vorwölbungen der Zellwände mit verringerter Wandstärke; man findet sie an reizbaren Staubfäden, z. B. bei Opuntia, und ihre Berührung ruft eine Krümmung der Staubfäden hervor. Fühlborsten finden sich je 3 auf den beiden Hälften des Blattes der Venusfliegenfalle (Dionaea), deren Blätter bei Berührung einer dieser Borsten sich plötzlich schließen, eine Einrichtung, die bekanntlich dem Insektenfange dient. Fühlhaare endlich kennt man von den Staubfäden der Kornblume und ihren Verwandten. Ihre Berührung hat ebenfalls eine Krümmung der Staubfäden zur Folge.

F. Pflanzen- und Tierseele.

Wir schließen hiermit die Sammlung von Tatsachen aus dem Reizleben der höheren Pflanzen, da sie für die weiteren Betrachtungen als ausreichend erscheinen. Auf die einzelligen, frei beweglichen Pflanzen und ihr Verhalten gegen Reize noch besonders einzugehen, ist nicht erforderlich, da ein grundlegender Unterschied zwischen ihnen und den Protozoen bezüglich der Reizbarkeit nicht besteht. Wir haben deshalb Euglena, obwohl dieser Organismus ja auch als Pflanze angesehen werden kann, bereits im Anschluß an die Tiere behandelt. Was uns die Betrachtung der Pflanze an Wesentlichem gelehrt hat, ist: 1. das Vorhandensein von Bewegungen, die nicht auf mechanische Ursachen zurückzuführen sind (Reizbewegungen); 2. der Nachweis von Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung; 3. das Vorkommen ausgesprochener Sinnesorgane; 4. die gar nicht seltene Erscheinung, daß die Art der Reaktion nicht nur vom Reiz, sondern auch von inneren physiologischen Zuständen abhängig ist, oder, wie man es auch psychologisierend ausgedrückt hat, von der „Stimmung" der Pflanze oder des Organs. Alle diese Merkmale sind aber auch die allgemeinen Merkmale des Reizlebens der Tiere.

Wenn wir nun auf Grund der beobachteten Veränderlichkeit ihres Verhaltens den einzelligen Tieren einen gewissen Grad seelischen Lebens zuzuschreiben gewillt sind, so führt uns schon die Tatsache des unlösbaren Zusammenhanges von Tier- und Pflanzenreich, wie sie uns bei den einzelligen Organismen entgegentritt, auch zur Hypothese der Pflanzenseele, wie sie Gustav Theodor Fechner, beispiels-

weise in seinem Buche: Nanna oder: Über das Seelenleben der Pflanzen (1848), vertreten hat. Für Fechner ist die Pflanzenseele zunächst die Konsequenz der von ihm formulierten Lehre vom psychophysischen Parallelismus. Am Anfange dieser Lehre steht das Axiom von der Unerklärlichkeit des Physischen aus dem Psychischen. Dieses führt ihn dazu, nicht nur die scheinbar durch Seelisches unterbrochene Kette physischer Parallelvorgänge zu ergänzen, sondern er kommt weiterhin zu einer ebensolchen Ergänzung der psychischen Reihe und damit zur Beseelung der Pflanze. Den so gewonnenen grundsätzlichen Standpunkt rechtfertigt er sodann durch eine Untersuchung der Analogie zwischen Tier- und Pflanzenleben. Das Material, das ihm dafür um die Mitte des 19. Jahrhunderts zur Verfügung stand, war noch nicht so ausgiebig wie heute. Vor allem sind für Fechners Lehre heute die pflanzlichen Sinnesorgane, die reizleitenden Plasmodesmen, sowie die Möglichkeit der „Umstimmung" eines pflanzlichen Wesens oder Organes neue und wichtige Stützen geworden. Ist doch durch sie die Analogie zwischen Tier- und Pflanzenleben wesentlich erweitert. Beweisen freilich kann man damit, wie auch Fechner schon hervorhebt, die Pflanzenseele nicht. Das wichtigste Argument für sie bleibt neben der allgemein philosophischen Begründung deshalb immer die Annahme eines verwandtschaftlichen Zusammenhanges aller Organismen, sowohl der Tiere wie der Pflanzen, und die daraus folgende Annahme der Kontinuität des Seelenlebens im Organismenreiche. Oder, anders ausgedrückt: man vermag keine Organisationsmerkmale aufzuzeigen, die notgedrungen auf Seelenlosigkeit schließen lassen. Wollte man etwa den Mangel freier Beweglichkeit als solch ein Merkmal wählen, so würde sofort die Frage auftauchen, ob denn nun das eingekapselte Infusor oder die ruhende, geißellose Bakterienzelle oder die aus ihr hervorgegangene Spore etwa in Gegensatz gestellt werden sollen zu dem frei beweglichen Zustande des bewimperten Infusors und des begeißelten Bakteriums. Oder man würde fragen, was der Schwamm, dieses pflanzenähnlichste unter den stockbildenden Tieren, etwa voraus hat vor der höheren Pflanze.

Aber vielleicht ist das mangelnde Nervensystem ausreichend, um die Pflanzenseele abzulehnen. Wie stehen dann aber die einzelligen Tiere da? Und selbst die vielzelligen Schwämme, bei denen ebenfalls noch kein Nervensystem nachweisbar ist! Dabei liegt der Ton auf dem „nachweisbar". Denn wer will sagen, ob es nicht noch einmal gelingt, Differenzierungen im Protoplasma der Pflanzenzelle oder der Protozoenzelle zu entdecken, die das Nervensystem ersetzen! Ist nicht der Anfang dazu bereits mit der Auffindung der Plasmodesmen gemacht?

Für denjenigen, der die Pflanzenbeseelung grundsätzlich ablehnen wollte, bliebe schließlich wohl gar nichts anderes übrig, als im Tierreiche selbst die Grenze zwischen „beseelt" und „unbeseelt" zu ziehen. Aber wer wollte wohl die Seele den Wirbeltieren allein vorbehalten; oder wer möchte es verantworten, einer Hydra Beseelung zuzusprechen und sie gleichzeitig einem Glockentierchen zu verweigern? Man sieht: es ergibt sich eine Fülle von Ungereimtheiten, wenn man, nachdem man irgendeiner höheren Tiergruppe das Seelenleben zugestanden hat, es von einer gewissen Minderorganisation an verneinen will. Nur die Annahme einer Kontinuität des Seelenlebens im Organismenreiche schafft diese Schwierigkeiten aus der Welt.

Eine Vorstellung von der Art der Pflanzenbeseelung ist nun damit freilich nicht erreicht. Auch wenn wir der Pflanze mit Fechner und anderen Empfindung zuschreiben, so ist nicht viel gewonnen, denn die Pflanzenempfindung müßte sich doch wohl von unseren Empfindungen recht wesentlich unterscheiden. Am richtigsten dürfte es sein, sich das Seelenleben der Pflanze als ein unbewußtes vorzustellen oder, um den Psychologen diese scheinbare „Contradictio in adjecto" annehmbarer zu machen, ein unterbewußtes, dessen Vorgänge vielleicht nur hier und da die Bewußtseinsschwelle überschreiten, eine Vorstellung, die auch für die niedersten Tiere in Betracht kommen würde.

Damit wollen wir die Fechnersche Lehre von der Pflanzenbeseelung verlassen, uns aber noch einmal daran erinnern, daß sie auf dem Boden der Annahme eines psychophysischen Parallelismus erwachsen ist. Eine ganz andere Bedeutung gewinnt die Seele oder das seelische Prinzip für die Anhänger der Wechselwirkung, denn für sie wird die „Seele" nun zum Erklärungsprinzip. Wenn wir nämlich bei einer Tierreaktion nicht mehr imstande sind, den gesamten Ablauf der inneren Vorgänge nach dem bekannten Reflexschema zu beschreiben, wenn ein x in Gestalt unkontrollierbarer Vorgänge sich dazwischen einschiebt, so ist es die Psyche, die nach ihnen als regulierender und ordnender Faktor in Tätigkeit tritt. Nach dieser Auffassung ist „Seele" ein organisches Prinzip, durch das die Organismen sich von den Anorganismen unterscheiden, und ihre Anhänger sind somit Vitalisten. Während der ältere Vitalismus, wie er etwa von Johannes Müller vertreten wurde, eine „Lebenskraft" als bewirkenden Faktor in die Kette der Reaktionen einfügen zu müssen glaubte, schalten also gewisse neuere Vitalisten, als deren Vertreter Pauly und Francé genannt seien, Empfindungen, Vorstellungen, Lust- und Unlustgefühle ein, d. h. sie identifizieren das uns in der Kette der Vorgänge noch fehlende x mit der Seele. Zweifellos erreichen sie mit dieser Identifizierung einen Vorteil: aus zwei sonst getrennten Problemen, dem Lebensproblem und dem Seelenproblem, wird für sie ein einziges. „Belebt" und „beseelt" werden gleichbedeutende Ausdrücke, und eine so beschaffene vitalistische Lehre können wir deshalb als „Psychovitalismus" bezeichnen. Die Vertreter dieser Anschauung treten auch noch dadurch zu der sonst üblichen Auffassung in Widerspruch, daß sie sich, wie übrigens auch Fechner, das Seelische bei den mit Nervensystem versehenen Organismen nicht an dieses oder gar nur an ein „Gehirn" gebunden denken. Auch der Altmeister der Physiologie, Johannes Müller, betonte schon 1840, daß die Seele nicht allein dem Gehirne zugeschrieben werden kann, „daß sie vielmehr ihrem Wesen nach, wenn auch nicht als Äußerung, im ganzen Organismus verbreitet sein muß, da sie im Keim und Samen, in den Sprossen der sprossenden Tiere und in den Teilen der sich freiwillig teilenden tierischen Wesen wiedererscheint, sobald der abgetrennte Teil die für die Äußerung der Seelenerscheinungen nötige Organisation herbeigeführt hat". Die „Gehirnseele" ist darum nur ein besonders hoch entwickelter Teil eines im übrigen allen lebenden Zellen zukommenden „seelischen Prinzips".

Was nun die Frage der Pflanzenseele betrifft, so ist sie aus der angedeuteten Grundanschauung heraus jetzt selbstverständlich zu bejahen, und die Pflanzenbeseelung ist damit für Francé und andere genau so grundsätzlich festgelegt,

wie sie sich für Fechner aus der Parallelismuslehre ergibt. Trotzdem verfährt auch Francé genau so wie Fechner, indem er für seinen Standpunkt durch Darlegung der weitgehenden Analogien zwischen Pflanzen- und Tierleben einen festen Unterbau zu schaffen sucht. Er ist dabei in der glücklichen Lage, die zahlreichen, um die Mitte des vorigen Jahrhunderts noch unbekannten Tatsachen, von denen auch wir bereits die wichtigsten kennenlernten, zu benutzen und durch schwungvoll dichterische Darstellung zu einem fesselnden Gesamtbilde zu vereinigen. Nichtsdestoweniger bleibt er uns den Beweis für seine Auffassung schuldig, weil sie sich eben nicht beweisen läßt. Es ist wichtig, sich klar darüber zu werden, daß grundsätzlich verschiedene Standpunkte wie mechanistische und vitalistische Auffassung des Lebens, nichts anderes als Glaubensangelegenheiten sind. Es ist nicht möglich, dem Mechanisten zu beweisen, daß die von ihm angenommenen chemisch-physikalischen Bindeglieder nicht vorhanden sind, ebensowenig wie der Mechanist dem Vitalisten diese verknüpfenden physischen Vorgänge vorführen kann. Darum ist der oft so erbittert geführte Streit beider Parteien gegenstandslos. Gegenstandslos ist er auch insofern, als selbst der entschiedenste Vitalist zugeben muß, daß ein Fortschritt in unserer Kenntnis der Lebensvorgänge nur möglich ist, soweit sich diese Vorgänge eben in chemisch-physikalische zerlegen lassen. Als exakter Forscher muß daher jeder die mechanistische Auffassung so weit wie möglich durchzuführen versuchen, und bis heute vermag noch niemand zu sagen, wo die Durchführbarkeit aufhören wird, wo also die vitalistische Auffassung beginnen muß. Wohl kann der Vitalist darauf hinweisen, daß alles Forschen immer nur in einem Hinausschieben der letzten Schwierigkeiten besteht, aber gilt das nicht ebensosehr im Gebiete des Nichtlebenden? Gibt es einen Forscher, der bei ernstlicher Prüfung sagen kann, daß ihn irgendeine der heute so wohlbegründet erscheinenden Grundlehren der Naturwissenschaft, wie Atomlehre und Elektronenlehre, restlos befriedigt? Oder, vorsichtiger gefragt, gibt es jemand, der der Meinung ist, daß solche Grundlehren jemals restlos befriedigend ausgebaut werden können? Angesichts solcher Gedanken könnte man zu dem paradoxen Ergebnis kommen, daß die vitalistische Weltansicht auch für das Gebiet des Nichtlebenden gilt. Sowenig aber für das anorganische Gebiet der Natur wahre Forschertätigkeit mit entsagender Selbstbeschränkung vereinbar ist, sowenig läßt sich Fortschritt und Entsagung auf dem organischen Gebiete der Natur miteinander verbinden. Mit anderen Worten: Der Geist des Forschens kann auch auf biologischem Gebiete nur mechanistisch sein. Die Synthese der Forschungsergebnisse aber zum anschaulichen Bilde des Lebens wird stets zum Vitalismus führen. So sind denn mechanistische und vitalistische Auffassung gar nicht jene unversöhnlichen Gegensätze, denn sie sind, wie uns genaueres Überlegen zeigt, im Geiste eines jeden kritischen Forschers mit Notwendigkeit beide am Werke, jede zu ihrer Zeit, bedingt durch den jeweiligen Stand der Forschungsarbeit. Mechanismus in der Analyse, Vitalismus in der rückschauenden Synthese des Lebens!

Und wenn sich diese beiden Grundauffassungen des Lebens sozusagen als zwei einander notwendig ergänzende Funktionen unseres Geistes enthüllen, so gilt ähnliches für die andere Frage: Beseelung oder Nichtbeseelung der niederen Tiere und der Pflanze! Wer es sich zur Aufgabe macht, rein objektiv das Leben

des niederen Tieres und der Pflanze zu beschreiben, der wird nie auf Seele stoßen, er wird höchstens in Ermangelung treffender objektiver Ausdrücke sich der vermenschlichenden Wortzeichen bedienen, die bei der Selbstbeobachtung der menschlichen Seele Anwendung finden. Und wenn er nicht die nötige Vorsicht dabei walten läßt, so wird er bald in den Verdacht eines unkritischen Kopfes kommen. Tierverhaltenslehre und Pflanzenphysiologie sind die Ergebnisse dieses Forschens. Aber darüber hinaus empfindet auch der Forscher von Zeit zu Zeit das Bedürfnis nach Ergänzung des in mühsamer Einzelarbeit aufgebauten — und trotzdem immer noch unvollendeten! — physiologischen Abbildes seines Forschungsobjektes. Und wer will ihm nun verargen, daß er das namenlose x im Leben des Tieres und der Pflanze „Seele" — im weitesten Sinne — nennt? Wer will es ihm des weiteren verwehren, sich, um sein durch die Lehre von der Erhaltung des Stoffes und der Energie beeinflußtes Kausalitätsbedürfnis zu befriedigen, zu den Seelenvorgängen unentdeckte physische Parallelerscheinungen hinzuzudenken? Man sehe die Lehre von der Pflanzenbeseelung nur richtig als das an, was sie ist: als eine notwendige Ergänzung des wissenschaftlichen Weltbildes, als ein auch unserem Gefühl entgegenkommendes Gedankengebilde neuerer Naturphilosophie. Die Naturwissenschaft im strengen Sinne mag darauf verzichten. Der denkende Mensch aber braucht neben streng wissenschaftlicher Erkenntnis auch noch eine philosophische Ergänzung des — ach so lückenhaften! — Bildes, das die objektive Wissenschaft ihm vom Leben entrollt.

V. Die Fortpflanzung im Pflanzenreiche.

Drei Formen sind es, unter denen uns im Pflanzenreiche der Vorgang der Fortpflanzung entgegentritt. Einmal sehen wir, wie es auch im Tierreich die Regel ist, ein neues Individuum aus einer Zelle entstehen, die aus der Verschmelzung von zwei Keimzellen hervorgegangen ist. Ein anderes Mal genügt dagegen eine einzige derartige Zelle (Spore) zur Erzeugung eines Nachkommen. Und drittens werden ganze Zellgruppen in Gestalt von Knospen u. a. von der Mutterpflanze abgegliedert, um sich zu neuen Pflänzchen zu ergänzen. Sieht man das Eintreten oder Fehlen einer Zellverschmelzung (Befruchtung) als den wesentlichsten Unterschied an, so wird man die beiden letzten Methoden als ungeschlechtliche Fortpflanzung der geschlechtlichen gegenüberstellen. Betrachtet man dagegen das Ausgehen von entweder einzelnen Zellen (Keimzellen, Sporen) oder ganzen Zellkomplexen als wesentliches Merkmal, so nennt man die Fortpflanzung durch abgeschnürte Zellkomplexe wohl „vegetative Vermehrung" im Gegensatz zu der zytogenen — d. h. von der einzelnen Zelle ausgehenden —, die dann in geschlechtliche und ungeschlechtliche (durch Sporen) zerfällt. Beide Gliederungen und Betrachtungsweisen haben ihre Berechtigung, denn wir werden sehen, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung (im letzteren Sinne) Beziehungen sowohl zur vegetativen Vermehrung als auch zur geschlechtlichen Fortpflanzung hat.

A. Die vegetative Vermehrung.

Verfolgen wir nun zunächst die vegetative Vermehrung, so sehen wir ihre ersten Spuren bei den höheren Algen in Gestalt von Ausläufern und Brutknospen auftreten. Die Brutknospen der niederen Pflanzen sind rundliche Zellenkomplexe, welche sich von der Mutterpflanze loslösen und unter geeigneten Bedingungen zu neuen Pflänzchen auswachsen. Sie sind am bekanntesten bei den Lebermoosen, z. B. bei der an feuchten Orten wachsenden Marchantia polymorpha. Hier entstehen an der Oberfläche des blattartigen verzweigten „Thallus" kreisrunde Becher mit hellgrünen Brutknospen (Abb. 58). Andere Moose erzeugen

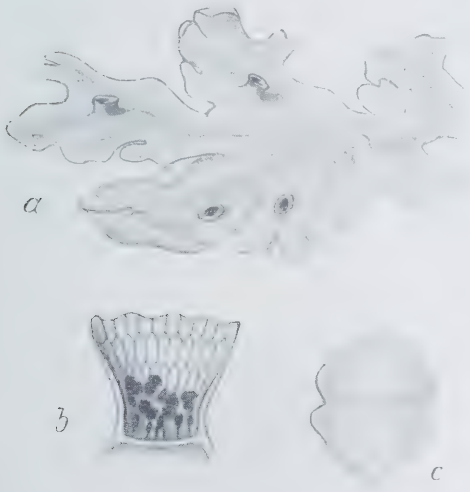


Abb. 58. Brutknospenbildung bei einem Lebermoos (Marchantia); a ein Stück des Lebermooses (wenig vergr.) mit Brutbechern; b ein Brutbecher im Durchschnitt; c eine seiner Brutknospen, noch stärker vergrößert.

Abb. 59. Brutpflänzchen eines Farnes (Asplenium bulbiferum).

Brutknospen auch wohl an der Spitze oder am Rande der Blätter. Sehr eigentümlich sind die Brutknospen gewisser Farne (z. B. von Asplenium bulbiferum), indem sie bereits auf den Wedeln, an denen sie sich bilden, zu kleinen beblätterten Pflänzchen werden (Abb. 59). Auch bei höheren Pflanzen finden sich gelegentlich Brutknospen, doch stehen sie hier auf einer höheren Stufe der Ausbildung, indem sie mit Blattanlagen besetzte und von Hüllblättern geschützte Sproßanlagen darstellen. Derartige Bildungen finden wir z. B. bei der Feuerlilie (Lilium bulbiferum) in den Blattwinkeln als schwärzliche, nach Erreichung einer gewissen Größe abfallende Knospen, die dann auf feuchtem Boden Wurzeln bilden. Die selbständig werdenden mehr oder weniger kugeligen Sprosse mancher Kakteen (Kugel- und Säulenkakteen) können auch hierher gerechnet werden, ebenso die kleinen Zwiebelchen, die im Blütenstand des Knoblauchs an Stelle der Blüten auftreten. Auch die sich ablösenden Winterknospen gewisser Wasserpflanzen, z. B. des Froschbisses (Hydrocharis morsus ranae) seien hier genannt, sowie die selbständig werdenden ungegliederten Sprosse der merkwürdigen Wasserlinsen (Lemna).

Eine andere Form der vegetativen Vermehrung ist die Bildung von Ausläufern, wie sie bei den Erdbeeren ja allgemein bekannt sind, also horizontal über den Boden dahinwachsende Seitensprosse, in gewissen Abständen Knospen erzeugend,

aus denen durch Bewurzelung neue Pflänzchen entstehen. Dadurch, daß die Stengelabschnitte zwischen ihnen später absterben, werden diese Pflanzen selbständig. Den Ausläufern ähneln die Absenker, wie wir sie z. B. bei den Brombeersträuchern finden. Wenn die langen, bogenförmig gekrümmten neuen Sprosse im Sommer mit ihrer Spitze den Erdboden erreichen, bewurzeln sie sich hier sehr oft und können so zur Bildung neuer Pflanzen führen. Daß dieses Verfahren in der Gärtnerei nachgeahmt wird, z. B. bei der Nelkenkultur, dürfte allgemein bekannt sein. Das noch bekanntere Stecklingsverfahren der Gärtner unterscheidet sich hiervon nur dadurch, daß der betreffende Sproß bereits vor der Bewurzelung von der Mutterpflanze getrennt wird.

An die Stecklingsmethode der Gärtner erinnert die Art und Weise, wie eine bekannte Wasserpflanze, die Wasserpest (Elodea canadensis) sich vermehrt und verbreitet. Dieses nordamerikanische Gewächs kam um die Mitte des verflossenen Jahrhunderts nach Europa, und zwar nur in Gestalt weiblicher Exemplare. Ursprünglich nur in botanischen Gärten kultiviert, gelangte sie von dort ins Freie und hat sich damals im Laufe weniger Jahre in stehenden und langsam fließenden Gewässern in so bedrohlicher Weise vermehrt, daß man, um die Schiffahrt und das Fischleben zu schützen, sich zu einem richtigen Vernichtungsfeldzug entschließen mußte. Und wodurch vermehrte sich die Pflanze so ungeheuerlich? Ganz einfach durch andauernde Sprossung und durch gelegentliches Zerreißen durch Wasserströmungen, Tiere und Menschen. Aus jedem abgerissenen, noch so kurzen Sproß, aus jeder durch Wasservögel verschleppten Knospe geht nämlich eine neue Pflanze hervor.

Endlich sei noch auf die Methoden unterirdischer Vermehrung hingewiesen. Die einfachste Form besteht darin, daß unterirdische Ausläufer entstehen, die z. B. das bekannte Acker- und Gartenunkraut, die Quecke (Triticum repens), so schwer ausrottbar machen. Verdicken sich diese unterirdischen Sprosse mehr oder weniger durch Aufspeicherung von Nährstoffen, so pflegt man von „Wurzelstöcken" oder Rhizomen zu sprechen. Der Ackerschachtelhalm (Equisetum arvense), auch ein übles Unkraut wegen der sehr tiefliegenden schwarzen Rhizome, das im Frühjahr unsere Wälder schmückende Buschwindröschen (Anemone nemorosa), die Schwertlilien (Iris) und viele andere „Stauden", darunter zahlreiche, in Gärten kultivierte, seien als Beispiele genannt. Auch hier werden die bei andauernder Verzweigung der Rhizome entstehenden Sprosse schließlich durch Absterben der älteren Teile selbständig. Im Gärtnereibetriebe werden größere Pflanzen mit Rhizomen oft künstlich durch Zerschneiden geteilt. Verdicken sich die unterirdischen Ausläufer nur stellenweise, so kommt es zur Bildung von Knollen. Dafür ist das bekannteste Beispiel ja die Kartoffel. Da solche Knollen dann stets Knospen (Augen), also neue Sproßanlagen besitzen, so werden sie für die Pflanze zu willkommenen Vermehrungsorganen, die in der nächsten Vegetationsperiode keimen. Schließlich müssen noch die Zwiebeln erwähnt werden, knospenähnlich gebaute, unterirdische Organe, die zunächst die Aufgabe haben, in ihren verdickten Blättern Reservenährstoffe zu sammeln, die aber dadurch auch in den Dienst der Fortpflanzung treten, daß in den Winkeln der Zwiebelblätter an der sogenannten Zwiebelscheibe neue Sprosse von Zwiebelform auftreten, so daß, wenn die alten Zwiebelblätter nach Abgabe

ihrer Reservenahrung abgestorben sind, unter Umständen eine ganze Anzahl neuer Zwiebeln, aus deren jeder eine neue Pflanze hervorgehen kann, vorhanden sein können. Die daraus sich ergebende Bedeutung der Zwiebeln in der Gärtnerei ist so bekannt, daß ein Hinweis auf die vielen Zwiebelgewächse unserer Gärten genügt (Hyazinthen, Tulpen, Narzissen, Schneeglöckchen, Crocus, Scilla und viele andere).

Überblicken wir diese kleine Auswahl von Beispielen für vegetative Vermehrung, so erkennen wir als gemeinsames Merkmal aller dieser Methoden, daß es sich stets um die Abtrennung eines aus zahlreichen Zellen bestehenden und oft schon hoch entwickelten Pflanzenteiles handelt, gewissermaßen um eine teilweise Zerlegung der alten Pflanze in mehrere Teile, wie sie der Gärtner ja auch bei Anwendung des Stecklingsverfahrens vornimmt. Es werden dabei nur Teile selbständig, die für gewöhnlich in körperlichem Zusammenhange bleiben, und es ist somit kein grundsätzlicher Unterschied zwischen einer Schar durch Ausläuferbildung, Rhizomzweigung oder Zwiebelbildung entstandener neuer Pflanzen und einer einzigen verzweigten Pflanze. So lassen sich dann auch z. B. alle von einer einzigen Kartoffelpflanze abstammenden, durch Knollenvermehrung erhaltenen Pflanzen auffassen als räumlich getrennte Teile eines einzigen Individuums. Schreiben wir nun, zurückgreifend auf das frühere Kapitel über die Lebensdauer, jedem Individuum einer Pflanzenart eine gewisse durchschnittliche Lebenszeit zu, so ergibt sich als merkwürdige Schlußfolgerung für eine Kartoffelsorte, die andauernd durch Knollen vermehrt wird, daß sie schließlich altern und absterben muß. Man will in der Praxis Beobachtungen gemacht haben, die dieser Schlußfolgerung Recht zu geben scheinen, doch ist die Frage nach dem Altern der rein vegetativ vermehrten „Sorten" wohl noch nicht entschieden. Ist die Frage zu bejahen, so würde es nur ein Mittel geben, um diesem Absterben entgegenzuwirken, und das wäre die Vermehrung durch Samen, also die geschlechtliche Fortpflanzung, wobei freilich, wie wir später sehen werden, die Gefahr vorliegt, daß der besondere Sortencharakter verändert wird. Denn das ist ein Merkmal der vegetativen Vermehrung, daß sie in hohem Grade geeignet ist, Nachkommen zu liefern, die meistens in jeder Beziehung miteinander übereinstimmen, während die Ergebnisse der geschlechtlichen Fortpflanzung im allgemeinen variabel sind.

Eine von den Gärtnern oft benutzte vegetative Vermehrungsmethode soll hier noch anhangsweise erwähnt werden, nämlich die Vermehrung gewisser Schiefblätter (Begonien) mittels künstlich an den Blättern hervorgerufener Brutpflänzchen. Man verfährt so, daß ein abgeschnittenes Blatt, z. B. von der Königsbegonie (Begonia rex), auf feuchte Erde gelegt, mit Einschnitten quer durch die Adern versehen und zur Feuchterhaltung der Luft mit einem Glasbehälter bedeckt wird. Dann entstehen an den Schnittwunden sich bewurzelnde Brutknospen. Die mikroskopische Untersuchung hat nun gelehrt, daß diese Wucherung von einer einzigen Zelle ausgeht, die durch zarte Scheidewände zerlegt wird und in ein Teilungsgewebe übergeht. Wir haben es also mit einem Fall zu tun, der unsere Definition der vegetativen Vermehrung — Ausgehen von Zellgruppen — als nicht in jedem Falle zutreffend erscheinen läßt. Wir wollen jedoch bei unserer, im übrigen zweckmäßigen Definition beharren und hier nur feststellen, daß die vielgestaltige Natur gar oft die Grenzen überspringt, die der ordnende Menschengeist errichten möchte.

B. Die zytogene Fortpflanzung der Thalluspflanzen.

Wir kommen nun zu den eigentlich zytogenen Fortpflanzungsarten, bei denen als Ausgangspunkt einzelne Zellen dienen. Hier liegt es nahe, an die Fortpflanzung der einzelligen Organismen durch Zellteilung zu denken, die ja freilich gar nicht immer zur Bildung neuer selbständiger Zellindividuen zu führen braucht, sondern schon bei den niedersten Formen, nämlich gewissen Bakterien und manchen Blaualgen (Zyanophyzeen) mehrzellige Gebilde, wie z. B. Zellfäden, erzeugen kann. Auch verdient hervorgehoben zu werden, daß diese beiden eben genannten Gruppen bei ihrer Fortpflanzung vollkommen mit der Zellteilung auskommen — von der Sporenbildung abgesehen —, daß ihnen also jeder mit Zellverschmelzung verbundene Sexualakt fehlt. Auch die Zellsprossung oder Knospung, wie wir sie bei den Hefepilzen finden, muß erwähnt werden (Abb. 40). Sie unterscheidet sich von der Zellteilung lediglich dadurch, daß das eine der beiden Teilprodukte Raum und Form der ursprünglichen Zelle ganz für sich beansprucht, während das andere nur als ein sich langsam vergrößernder Auswuchs davon erscheint. Wir gehen aber, in der Absicht, später noch einmal auf einzellige Pflanzen zurückzukommen, jetzt zur Sporenbildung mehrzelliger Gewächse über. Sporen sind einzelne Zellen, die normalerweise ohne Verschmelzung mit anderen eine neue Pflanze erzeugen. Sie sind es ja, die den niederen Pflanzen, einschließlich der Farnpflanzen und Moose, den volkstümlichen Namen der „Sporenpflanzen" — im Gegensatz zu den Blütenpflanzen oder Samenpflanzen — verschafft haben. So brauchen wir also nur an die allbekannte Sporenbildung der Pilze (Abb. 60), der Moose, der Farne und Schachtelhalme zu denken. Teils entstehen diese Sporen durch einen Teilungs- oder Sprossungsvorgang auf fadenförmigen Trägern, wie beim Pinselschimmel (Penicillium) und bei den Basidiomyzeten, wozu ja fast alle unsere Speise- und Giftpilze gehören. In anderen Fällen bilden sich die Sporen innerhalb besonderer Schläuche (z. B. bei Trüffeln und Morcheln) oder in anderen Behältern, den Sporangien (z. B. bei Farnen und Moosen). Verbreitet werden die winzigen Sporen in der Regel durch Luftströmungen. Anders bei den Algen, soweit sie — was ja die Regel ist — im Wasser leben, und bei den im Wasser an Fischen, toten Insekten usw. lebenden Wasserschimmelarten (Saprolegniazeen). Auch hier tritt Sporenbildung auf, es handelt sich aber um Zellen mit aktiver Beweglichkeit vermittelst einer Anzahl von Geißeln oder Wimpern. Beim Wasserschimmel (Saprolegnia, Achlya) bilden sich in keulenförmig angeschwollenen Fadenenden zahlreiche, mit je zwei Geißeln versehene Schwärmsporen (Abb. 61c), die sich nach dem Ausschwärmen festsetzen und zu neuen Myzelfäden auswachsen. Ähnlich verhält sich die Grünalge Cladophora (Abb. 61a und b). Von ganz besonderem Interesse aber sind die Fortpflanzungsverhältnisse der Kraushaaralge (Ulothrix), die bei uns in mehreren Arten weit verbreitet ist. Die an Steinen oder Pflanzen festsitzenden unverzweigten Fäden bestehen aus kurzen Zellen, deren Protoplasmainhalt ein doppeltes Verhalten zeigen kann (Abb. 62). Entweder zerfällt er in zwei mit je 4 Geißeln versehene grüne Schwärmsporen, die nach dem Ausschlüpfen sich alsbald festsetzen und zu neuen Fäden auswachsen, oder es bilden sich in jeder Zelle zahlreiche kleinere, nur mit 2 Geißeln versehene Schwärmer. Diese Schwärmer treten als zusammenhängende rundliche

Abb. 60. Verschiedenartige Sporenbildung bei Pilzen. a Sporenketten des Pinselschimmels (Penicillium); b Sporenbildung bei einem Trägerpilz (Basidiomyzet); c bei einem Rostpilz; d bei einem Schlauchpilz (Askomyzet) im Innern schlauchförmiger Zellen.

Abb. 61. Entstehung von Schwärmsporen a bei einer Alge (Cladophora), c beim Wasserschimmel (Saprolegnia); b einzelne Schwärmspore von a.

Abb. 62. Die Fortpflanzung der Kraushaaralge (Ulothrix); a ein junger Algenfaden, festsitzend; b Fadenstück mit ausschlüpfenden Schwärmsporen (zwei aus jeder Zelle); c einzelne Schwärmspore; d Fadenstück, das in jeder Zelle zahlreiche kleinere Schwärmer (Gameten) erzeugt; c_{1-7} Freiwerden und Kopulation der Gameten; f und g weitere Entwicklung ihres Verschmelzungsproduktes.

Ballen gleichzeitig aus der Zelle aus, trennen sich dann voneinander, um im Wasser herumzuschwimmen. Begegnen sich dabei zwei aus demselben Faden stammende Schwärmer, so weichen sie einander aus. Anders jedoch, wenn Schwärmer aus verschiedenen Fäden zusammentreffen; sie vereinigen sich dann zuerst mit dem vorderen, geißeltragenden Ende, um schließlich ganz miteinander zu verschmelzen. Solche, zur paarweisen Verschmelzung (Kopulation) bestimmten Zellen werden als Gameten bezeichnet; das Produkt der Verschmelzung aber heißt Zygote. Aus ihr gehen auf einem hier nicht näher zu besprechenden Umwege schließlich neue Algenfäden hervor. An dem geschilderten Verhalten ist von besonderem Interesse, daß nicht beliebige Gameten miteinander kopulieren, sondern daß sie aus verschiedenen Fäden stammen müssen. Daraus muß man den Schluß ziehen, daß die Ulothrix-Fäden bereits, obwohl man es ihnen nicht ansehen kann, geschlechtlich verschieden sind, und daß auch die daraus entstandenen Schwärmer bereits geschlechtlich differenziert sind. Übrigens hat man beobachtet, daß ausnahmsweise auch die mit nur 2 Geißeln versehenen Gameten sich festsetzen und, ohne zu kopulieren, zu neuen Fäden auswachsen. Ein derartiges Verhalten wird als Parthenogenese (Jungfernzeugung) bezeichnet. Es beweist, daß bei Ulothrix die geschlechtliche Differenzierung sich noch in einem Anfangsstadium befindet.

Mit dieser Betrachtung der Fortpflanzungsverhältnisse von Ulothrix haben wir somit bereits den Übergang gemacht zur Besprechung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Als weiteres Beispiel dafür seien zunächst noch die Volvokazeen betrachtet, und zwar jene merkwürdigen, kugelig gestalteten Geißelträgerkolonien, die uns z. T. schon einmal bei der Untersuchung der verschiedenen Individualitätsstufen der Organismen beschäftigt haben: Pandorina, Eudorina und Volvox. Pandorina (Taf. I) bildet Kolonien von 16, in eine farblose Gallerte eingebettete grünen Geißelzellen und pflanzt sich abwechselnd auf ungeschlechtlichem und geschlechtlichem Wege fort. Ersteres geschieht in der Weise, daß durch viermalige Teilung sich aus jeder der 16 Zellen eine kleine Kolonie bildet, und daß diese jungen Kolonien sich dann voneiander trennen. Die ganze Mutterkolonie zerfällt also in Tochterkolonien. Die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Zerfall der Kolonien in paarweise miteinander verschmelzende Gameten, die sich bisweilen ein wenig durch die Größe unterscheiden und damit eine Andeutung von geschlechtlicher Differenzierung aufweisen. Eudorina weist schon einen deutlichen Unterschied zwischen den Gameten auf, die uns als Eizellen und Samenzellen (Spermatozoiden) entgegentreten. Die 32 Zellen der Kolonie liegen in der länglich runden Gallerthülle in größeren Abständen als bei Pandorina. Vier dieser Zellen, einander benachbart, erzeugen durch Teilung je 64 kleine, langgestreckte, mit 2 Geißeln versehene Samenzellen, während die übrigen sich zu großen, kugeligen Eizellen umwandeln. Bei Volvox (Taf. I) endlich haben wir eine hohlkugelige Kolonie aus Hunderten von Geißelzellen vor uns, von denen nur ein kleiner Teil noch der Fortpflanzung dient. Diese Keimzellen liegen so, daß sie den vorderen Pol der Kolonie, d. h. denjenigen Achsenendpunkt, mit welchem die um diese Achse sich drehende Kolonie bei der Vorwärtsbewegung voraneilt, frei lassen. Sie sammeln sich also mehr in der hinteren Hälfte der Kolonie, während in der vorderen Hälfte, besonders aber dicht um den Vorderpol herum, die durch einen roten Fleck gekennzeichneten

Lichtsinnesorgane am stärksten entwickelt sind.

Diese Keimzellen können sich nun auch bei Volvox noch verschieden verhalten. Entweder sie bleiben alle gleich, teilen sich wiederholt und erzeugen auf diese Weise auf ungeschlechtlichem Wege Tochterkolonien, die durch Aufreißen der Gallerte der Mutterkolonie frei werden. Oder sie differenzieren sich in Eizellen und Samenzellen, wobei wie bei Eudorina die Samenzellen zylindrische Pakete bilden, bevor sie sich trennen und zur Befruchtung der Eizellen schreiten. Die Befruchtung aber besteht, um vorerst einmal das mehr Äußerliche des Vorganges zu erwähnen, darin, daß von den zahlreichen Samenzellen, welche durch die Eizelle mittels unbekannter chemischer Substanzen angelockt werden, eine einzige in die Eizelle eindringt, um ihren Kern mit dem der Eizelle verschmelzen zu lassen. Unmittelbar darauf erzeugt die Eizelle eine sich allmählich verdickende Membran, die das Eindringen weiterer Samenzellen unmöglich macht und gleichzeitig eine Schutzhülle gegen das Eintrocknen des protoplasmatischen Inhalts darstellt. Nach einer gewissen Ruhezeit und unter günstigen Umständen beginnt die Eizelle sich zu teilen und läßt eine neue Volvox-Kolonie aus sich hervorgehen. Mit dieser starken Differenzierung der Keimzellen in Eizellen und Samenzellen ist in der geschlechtlichen Fortpflanzung jenes Entwicklungsstadium erreicht, wie wir es auch bei allen höheren Organismen vorfinden.

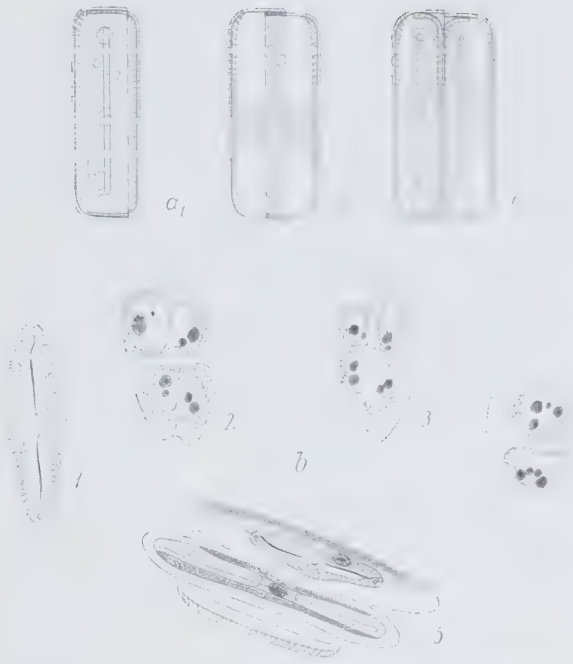


Abb. 63. Kieselalgen (Diatomeen) in Teilung und in Kopulation. a_{1-3} Teilung (Seitenansicht); b_1 Schiffchenalge (Navicula), Ansicht von oben („Schalenansicht"); b_{2-5} Kopulationsvorgänge (n. Migula und Karsten).

Bevor wir uns zu höheren Entwicklungsformen der Pflanzenwelt wenden, mögen noch einige bemerkenswerte Beispiele der Fortpflanzung bei niederen Pflanzen betrachtet werden. Da sind zuerst die Kieselalgen oder Diatomeen zu nennen, einzellige Algen mit einem braunen Assimilationsfarbstoff, deren Zellwand durch Einlagerung eines Kieselsäureskeletts gefestigt ist. Diese Zellwand besteht aus zwei Hälften, die sich zueinander verhalten wie eine Schachtel zu ihrem übergreifenden Deckel. Wenn das Volumen des Protoplasmas zunimmt, so werden dadurch beide Hälften auseinandergetrieben, bis sie sie schließlich nur noch mit den Rändern berühren (Abb. 63). Bei der nun erfolgenden Zellteilung erzeugen die

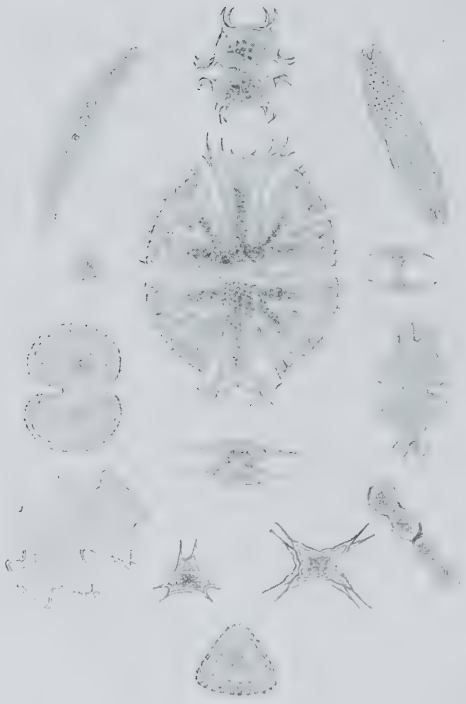


Abb. 64. Verschiedene Arten von Desmidiazeen, um die Formenmannigfaltigkeit dieser einzelligen Algen zu zeigen.

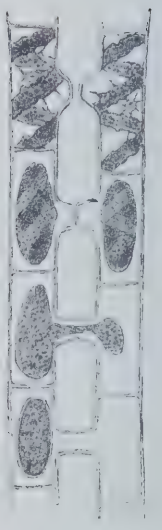


Abb. 65. Kopulation bei der Schraubenalge (Spirogyra).

beiden sich trennenden Protoplasmamassen zwischen einander zwei neue Zellwandhälften, die sich in die alten Hälften einlagern und jede derselben zu einer vollständigen Zellwand ergänzen. Von den auf diese Weise entstandenen beiden neuen Individuen ist das eine, dem bei der Teilung die kleinere Innenhälfte (Schachtel) mitgegeben wurde, naturgemäß etwas kleiner als das andere, und bei Wiederholung des Vorganges müssen die jedesmal eintretenden Verkürzungen sich schließlich zu nennenswerten Größenunterschieden summieren, die wegen der Kieselsäureeinlagerung ja nicht durch Wachstum ausgeglichen werden können. Dem arbeitet nun aber ein anderer Vorgang, die Bildung der „Auxosporen", entgegen, der zu einer starken Vergrößerung der Zellen führt. Die einfachste Form dieses Vorganges besteht darin, daß durch Wasseraufnahme das Protoplasma quillt, aus dem Kieselpanzer hervortritt und nun eine vollständig neue Zellwand bildet. In anderen Fällen findet vorher Kopulation statt (Abb. 63b).

Als nächstes Beispiel betrachten wir die niederste Gruppe der Grünalgen, die Jochalgen oder Konjugaten. Zu ihnen gehören die vielfach durch ungemein zierliche Zellformen ausgezeichneten Desmidiazeen. Sie ähneln den Diatomeen dadurch, daß die Zellwand meistens ebenfalls aus zwei deutlich getrennten Hälften besteht, die aber nicht schachtelartig übereinandergreifen (Abb. 64). Ihnen fehlt ferner das Kieselsäureskelett, und ihr Assimilationsfarbstoff ist nicht braun, sondern prächtig grünes Chlorophyll. Auch bei ihnen beobachtet man Kopulation von zwei aus

Abb. 66. Fortpflanzungserscheinungen des Kopfschimmels (Mucor).
a Myzel mit kugeligen Sporenbehältern; b ein Sporangium, stärker vergrößert; c_{1-3} Kopulation von zwei Myzelfäden; d das fertige Verschmelzungsprodukt (Zygospore); e keimende Spore.

der Zellwand herausgetretenen Protoplasten. Das Verschmelzungsprodukt umgibt sich jedoch mit einer derben, oft sogar stachligen Membran, und wird zu einer „Zygospore" mit der Aufgabe, die Art über ungünstige Vegetationsverhältnisse — etwa des Winters — hinüberzuretten, während die Diatomeen-Auxospore keinen derartigen Ruhezustand kennt.

Den Desmidiazeen stehen die Zygnemazeen nahe. Ihre Zellen sind jedoch zu Fäden vereinigt, d. h. sie pflegen sich bei der gewöhnlichen Teilung nicht zu trennen, was übrigens auch bei vielen Diatomeen der Fall ist. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung bilden die einander gegenüberliegenden Zellen von zwei benachbarten Fäden Fortsätze, die zueinander hinwachsen und an der Berührungsstelle verschmelzen, so daß ein leiterartiges Gebilde zustande kommt. Die beiden so mit einander verbundenen Protoplasten verschmelzen nun entweder in dem Kopulationskanal, um dort eine Zygospore zu bilden, oder die Verschmelzung findet — bei der Schraubenalge (Spirogyra, Abb. 65) — in den Zellräumen des einen Fadens statt. Die Zellen dieses Fadens verhalten sich dann wie ruhende Eizellen, welche die Samenzellen erwarten, während die Protoplasten des anderen Fadens wegen ihrer Beweglichkeit den Samenzellen zu vergleichen sind. Es ist also trotz des gleichartigen Aussehens der Zellen und Fäden bereits eine geschlechtliche Differenzierung zu spüren.

Auf der gleichen Stufe der geschlechtlichen Fortpflanzung wie die soeben besprochenen Konjugatenalgen stehen die Schimmelpilze (Mukorazeen), wie z. B. der gewöhnliche weiße Brotschimmel oder Kopfschimmel (Mucor mucedo, Abb. 66),

Abb. 67. Befruchtung beim Wasserschimmel (Saprolegnia), E Eibehälter (Oogonium), M männliche Organe (Antheridien). (n. Strasburger).

der ganz ähnliche Kopulationserscheinungen zeigt wie die Zygnemazeen. Ganz erhebliche Differenzierung der Geschlechtszellen weisen die schon bei der Schwärmsporenbildung als Beispiel herangezogenen Wasserschimmelarten (Saprolegniazeen) auf. Hier bilden sich an älteren Myzelfäden besondere Geschlechtsorgane aus. Die Eibehälter (Oogonien) enthalten in der Regel viele kugelige Eizellen. Die männlichen Organe (Antheridien) umschließen mehrere Kerne und treiben Befruchtungsschläuche in die Eibehälter, um je einen Samenkern in die Eizellen übertreten zu lassen, ein Befruchtungsvorgang, der in hohem Grade an die Befruchtung bei den Blütenpflanzen erinnert (Abb. 67). Bemerkenswert ist nun aber, daß bei gewissen Saprolegniazeen eine Rückbildung des Befruchtungsvorganges festgestellt ist, indem trotz Ausbildung der erwähnten Organe der Übertritt von Kernen aus dem Antheridium in das Oogonium unterbleibt und dennoch später eine — parthenogenetische — Entwicklung der Eizellen stattfindet. Diese Rückbildung ist deshalb von Interesse, weil bei den höheren Pilzen die geschlechtliche Fortpflanzung schließlich ganz vermißt wird. Es ist kaum zweifelhaft, daß es sich hier lediglich um die völlige Verkümmerung einer früher vorhandenen Funktion handelt. Die heutigen Algen und Pilze sind ja nächstverwandte Organismengruppen, von denen die Pilze sich wohl auf Grund eines Wechsels in der Art der Ernährung aus früheren algenartigen Pflanzen entwickelt haben. Wo die Pilze die geschlechtliche Fortpflanzung deutlich bewahrt haben, zeigen sie, wie der Name „Algenpilze" (Phykomyzeten) andeutet, noch viel Verwandtschaft mit den Algen. Außer der abweichenden Ernährungsweise hat aber vor allem die Art der Fortpflanzung — und hier besonders der Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung — ihnen einen besonderen Charakter aufgeprägt.

Aus der Gruppe der Thallophyten (Algen und Pilze) soll jetzt nur noch ein Beispiel, und zwar aus einer der höchsten Algenabteilungen vorgeführt werden, nämlich die Befruchtung bei dem zu den Brauntangen gehörigen Blasen-

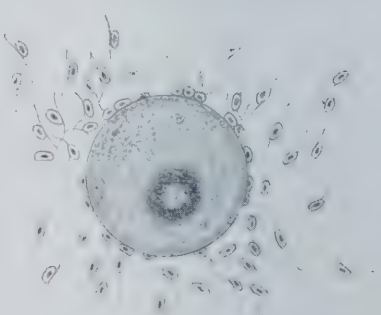


Abb. 68. Befruchtung der Eizelle des Blasentangs.

Fortpflanzung eines Farns.

a Farnpflanze mit Sporangien, b ein Blattabschnitt, stärker vergr. (Sp = Sporangienhäufchen), c ein reifes Sporangium (S = Spore), d Entstehung des Prothalliums (P) aus der keimenden Spore, e reifes Prothallium mit weiblichen und männlichen Organen (Archegonien Ar und Antheridien An), f ein weibliches Organ, stärker vergr., g_1 und g_2 männliche Organe und Spermatozoiden, h Prothallium mit jungem Farn.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

tang (Fucus vesiculosus, Abb. 68). Hier ist das entgegengesetzte Extrem erreicht, wie bei den höheren Pilzen, indem bei den Fukazeen die ungeschlechtliche Sporenbildung gänzlich aufgehört hat und nur eine hoch entwickelte geschlechtliche Fortpflanzung vorhanden ist. Oogonien und Antheridien sitzen in krugförmigen Vertiefungen, die bei Fucus platycarpus gleichzeitig beiderlei Geschlechtsorgane enthalten, so, wie die Blüte einer höheren Pflanze in der Regel zwitterig ist, während sie bei Fucus vesiculosus auf verschiedene Individuen verteilt sind. Diese „Zweihäusigkeit" (Diözie) des Blasentanges ist offenbar der höchstmögliche Grad geschlechtlicher Differenzierung. Die Oogonien sind verhältnismäßig große, gestielte, rundliche Gebilde, welche 8 Eizellen umschließen. Die Antheridien sind eiförmig und erheblich kleiner als die Oogonien; sie enthalten zahlreiche winzige, mit 2 Geißeln versehene Samenzellen (Spermatozoiden). Eizellen und Samenzellen werden ins Wasser entleert, und die letzteren werden von den Eizellen in so großer Zahl angelockt, daß sie, am Ei haftend, durch ihre Geißeln das Ei in drehende Bewegung versetzen. Ist die Befruchtung durch eine Samenzelle erfolgt, so umgibt sich das vorher membranlose Ei mit einer Membran, setzt sich fest und wächst zu einer neuen Pflanze aus.

C. Die zytogene Fortpflanzung der Archegoniaten.

Die im vorstehenden geschilderten Beispiele reichen aus, um die Mannigfaltigkeit der Fortpflanzung bei den Thallophyten erkennen zu lassen. Wir wenden uns deshalb zu der zweiten großen Gruppe der Sporenpflanzen oder Kryptogamen, den Archegoniaten (Moose und Farnpflanzen) und betrachten zunächst Fortpflanzung und Entwicklung der Farne, etwa des Wurmfarns (Aspidium filix mas) unserer Wälder oder des fast noch häufigeren Tüpfelfarns (Polypodium vulgare, Tafel III). An der Unterseite der Farnblätter finden wir hier Häufchen kleiner birnförmiger Behälter, die anfangs grün, nach Erlangung der Reife aber braun gefärbt sind, und die sich als Sporenbehälter (Sporangien) zu erkennen geben. Beim Wurmfarn sind diese Sporangiengruppen von einem Häutchen überdeckt, beim Tüpfelfarn liegen sie frei. Das Sporangium ist auf der einen Seite mit einer gekrümmten Verdickungsleiste versehen, welche beim Austrocknen bestrebt ist, sich zu strecken und so eine Spannung in der Sporangienwand erzeugt, die zum Aufreißen der Wandung führt. Auf diese Weise werden die winzigen Sporen frei und von Luftströmungen verweht. Keimt auf feuchtem Boden die Spore, so wächst aus ihr durch fortgesetzte Zellteilung ein grünes, meistens etwa herzförmiges Blättchen hervor, das eine gewisse Ähnlichkeit mit einem kleinen Lebermoos hat, dem Erdboden aufliegt und haarähnliche Auswüchse zur Befestigung und zur Nahrungsaufnahme in den Erdboden sendet. Dieses Pflänzchen heißt „Prothallium" (zu deutsch etwa soviel wie „Vorkeim") und hat mit dem Farn keinerlei Ähnlichkeit. Es ist ein vollkommen selbständiges Pflänzchen, nicht nur bezüglich seiner Ernährung, insofern es Kohlensäure assimilieren und mineralische Nahrung aufnehmen kann, sondern auch in der Fortpflanzung. Es bringt nämlich an seiner Unterseite Eibehälter, hier „Archegonien" genannt, hervor, sowie Antheridien. Jedes der schlauch- oder flaschenförmigen Archegonien enthält eine Eizelle, die rundlichen Antheridien bergen zahlreiche Spermatozoiden. Die letzteren sind schrauben-

Abb. 69.
Fortpflanzung eines zweihäusigen Mooses (Polytrichum). a Männliche Pflanze mit altem (A_1) und neuem (A_2) Antheridienstand; b zwei männliche Organe (Antheridien), stärker vergrößert; c ein Spermatozoid, sehr stark vergrößert; d zwei weibliche Organe (Archegonien); e weibliche Pflanzen mit reifen Kapseln.

förmig gerollt und tragen Wimpern an dem einen Ende. Da Prothallien sich nur auf feuchtem Boden entwickeln können und Regenwasser in dünner Schicht an der Unterseite der Pflänzchen sich oft längere Zeit erhalten wird, so haben die ausschwärmenden Samenzellen die Möglichkeit, schwimmend das Archegonium zu erreichen und bis zur Eizelle vorzudringen. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich dann ein Farn, in der Regel an jedem Prothallium nur einer, obwohl die Zahl der Archegonien größer ist. Vorläufig erscheint er als ein Anhängsel des Prothalliums. Sobald er jedoch eine gewisse Ausbildung erlangt, vor allem seine Wurzel in die Erde geschickt hat, stirbt das Prothallium ab und überläßt damit dem Farnpflänzchen endgültig seinen Platz.

An diesem Entwicklungsgange ist charakteristisch, daß er sich aus zwei ganz verschiedenen Generationen zusammensetzt, von denen die eine, das Prothallium, sich geschlechtlich vermehrt, die andere aber ungeschlechtlich. Diese beiden Generationen wechseln nun miteinander ab, dergestalt, daß das Prothallium stets einen Farn, der Farn stets ein Prothallium erzeugt, eine Erscheinung, für welche die Botanik den für eine gewisse Tierentwicklung geprägten Ausdruck „Generationswechsel" übernommen hat. Wie wir sehen werden, handelt es sich dabei um eine im Pflanzenreiche weit verbreitete Entwicklungsweise. Auch im Entwicklungsgang der Moose (Abb. 69) läßt sich leicht ein Generationswechsel erkennen. Bei den Laubmoosen finden sich Archegonien und Antheridien, erstere von Flaschenform, letztere mehr schlauchförmig, an den Enden der Sprosse; und zwar stehen beiderlei Organe entweder nebeneinander oder sie sind auf verschiedene Sprosse verteilt (einhäusige Moose) oder gar auf verschiedene Pflanzen (zweihäusige Moose). Zweihäusige Moose sind z. B. die Haarmoose (Polytrichum). Die männlichen Exemplare sind zur Zeit der Reife leicht an den blütenähnlichen Bechern zu erkennen, die an der Spitze der Stämmchen stehen und von meist lebhaft rot gefärbten Blättchen

gebildet werden. In diesen „Moosblüten" finden wir zahlreiche mehrzellige Haare und dazwischen die Antheridien. Die weiblichen Pflanzen sind unscheinbarer, die Blättchen am Ende des Stämmchens haben keine auffallende Färbung und legen sich mehr knospenartig zusammen, zwischen sich die Archegonien einschließend. Die Wandung eines Archegoniums besteht aus einer einfachen Zellenschicht, im unteren angeschwollenen Ende liegt die Eizelle. Wenn die Eizelle zur Befruchtung reif ist, verschleimen die inneren Zellen des Archegonienhalses, der Schleim tritt aus dem sich öffnenden Halsteil hervor, und der in ihm enthaltene Zucker löst sich in anhaftenden Tau- oder Regentropfen auf. Dadurch werden die schraubenförmigen und mit zwei feinen Geißeln versehenen Samenzellen, die aus den Antheridien ausgetreten sind, angelockt und zu den Eizellen hingeführt.

Ist die Eizelle befruchtet, so entwickelt sie sich zu einem mehr oder weniger lang gestielten Gebilde, das unter dem Namen der „Mooskapsel" bekannt ist. Der Stiel steckt mit seinem unteren Ende in dem ehemaligen Archegonium und ist derart mit der Moospflanze verbunden, daß die Kapsel von ihr ernährt werden kann, obwohl sie vermöge ihres Chlorophyllbesitzes auch selbst zu ihrer Ernährung beiträgt. Anfangs ist die Kapsel von einer Haube bedeckt, die aus dem oberen Ende der Archegonienwand entstanden und durch den sich streckenden Stiel abgerissen und in die Höhe gehoben ist. Hebt man die Haube ab, so sieht man einen in eine Spitze auslaufenden Deckel, der bei der Reife der Kapsel abfällt, um die zahlreichen, auf ungeschlechtlichem Wege gebildeten Sporen ins Freie zu lassen. Bei der Keimung geht aus der Spore zunächst ein Vorkeim (Protonema) hervor, der einer verzweigten Fadenalge ähnelt, und an ihm bilden sich Knospen, die zu beblätterten Moospflanzen auswachsen.

Hat man in der Entwicklung der Farne den Generationswechsel erkannt, so ist er auch bei den Moosen leicht aufzudecken. Wenn auch die Mooskapsel auf den ersten Blick nur als ein Anhängsel der Moospflanze erscheint, so lehrt doch ihre Entstehung aus einer befruchteten Eizelle, daß sie als eine neue Generation zu werten ist. Sie entspricht dem sporenbildenden — also ungeschlechtlichen — Farn, wogegen die Moospflanze mit ihren Archegonien und Antheridien dem Prothallium gleichwertig ist. Während in der Farnentwicklung die geschlechtliche Generation unscheinbar ist, und die Tracht der Pflanzenart sowie die Namengebung durch den Farn bestimmt wird, tritt umgekehrt in der Moosentwicklung die ungeschlechtliche Generation zurück, um auf den Formwert eines scheinbaren Organs der geschlechtlichen Generation herabzusinken. Als gemeinsames Merkmal beider Entwicklungen sei noch das Auftreten von Archegonien und Antheridien hervorgehoben, weil von dem einen dieser Organe, dem besonders charakteristisch gebauten Archegonium, ja der Gruppenname „Archegoniaten" für Moose und Farnpflanzen abgeleitet ist.

Nach dieser Abschweifung zur Entwicklung der Moose kehren wir noch einmal zu den Farnen zurück und werfen einen Blick auf die Entwicklung der Wasserfarne. Hierher gehört Salvinia natans (Abb. 70), ein an der Wasseroberfläche frei schwimmendes Pflänzchen mit wenig verzweigtem Stengel, der an jedem Knoten zwei eiförmige Schwimmblätter und ein in das Wasser herabhängendes, fein zerschlitztes Tauchblatt trägt. Wurzeln fehlen und werden durch die Tauchblätter ersetzt.

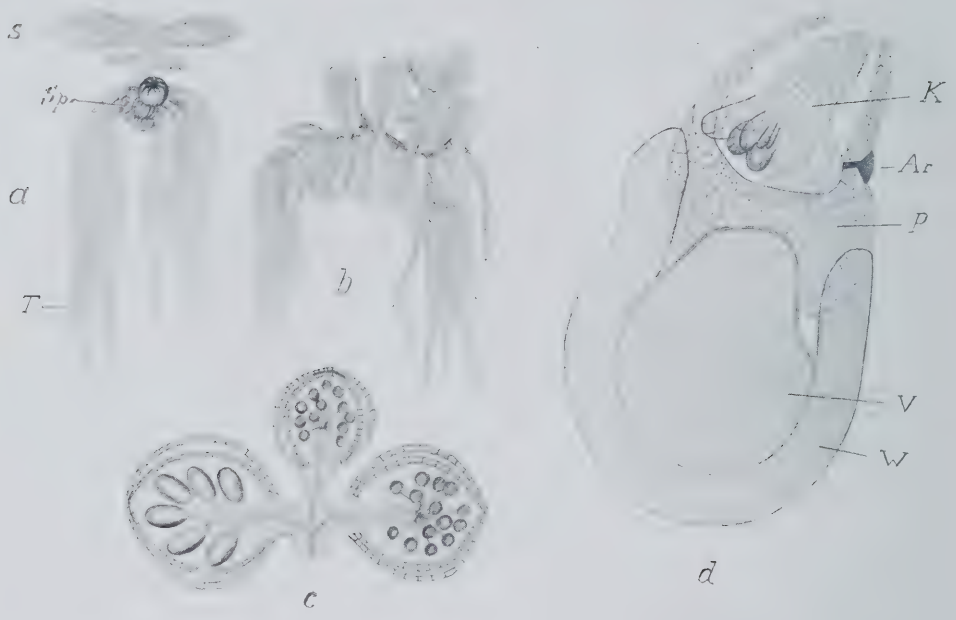


Abb. 70. Fortpflanzung des Waſſerfarns (Salvinia).
a Schwimmende Pflanze von der Seite; b von oben; S Schwimmblätter, T Tauchblätter; Sp Sporenfrüchte; c ein Makroſporangium und zwei Mikroſporangien im Durchſchnitt; d eine gekeimte Makroſpore; W Sporenwandung, P Prothallium; Ar ehemalige Archegonienöffnung; K ein aus einer befruchteten Eizelle entſtandener Keimling, der ſeine Umhüllung oben geſprengt hat; V die große Vorratszelle, welche Prothallium und Keimling ernährt. (n. Strasburger).

Außerdem aber tragen die Tauchblätter kugelige „Sporenfrüchte", welche die Sporangien enthalten. Dieſe Sporangien ſind von zweierlei Größe — Makro- und Mikroſporangien — und umſchließen im erſten Falle eine einzige große Spore, im letzteren Falle 64 kleine Sporen. Das Makroſporangium löſt ſich von der Mutterpflanze los und wird von der keimenden Makroſpore geſprengt, ſo daß das kleine grüne weibliche Prothallium ein wenig hervorragt. Es wird aber nie zu einer ſelbſtändigen Pflanze, ſondern entwickelt in einem ſeiner drei Archegonien aus der befruchteten Eizelle ſofort ein neues Salviniapflänzchen, ſo daß man bei flüchtiger Betrachtung den Eindruck erhält, als ob dieſes Pflänzchen unmittelbar aus der Makroſpore hervorgeht. Die Mikroſporen keimen im Innern der Mikroſporangien. Das aus ihnen hervorgehende männliche Prothallium beſteht nur noch aus zwei Zellen, abgeſehen von den vier die Antheridienwand bildenden Zellen. Es iſt alſo aufs äußerſte rückgebildet und würde gar nicht mehr als beſondere Generation erkannt werden, wenn nicht der Vergleich mit anderen Entwicklungsgängen dazu führte.

Das Ergebnis unſerer Betrachtung der Waſſerfarne iſt demnach erſtens, daß die geſchlechtliche Generation hier ganz außerordentlich reduziert iſt, zweitens, daß ſie zweihäuſig geworden iſt, inſofern, als die rückgebildeten Prothallien nur Archegonien oder nur Antheridien hervorbringen, und drittens, daß bereits die Sporangien an ihrer Größe ihren geſchlechtlich differenzierten Inhalt erkennen laſſen.

D. Die Fortpflanzung der Blütenpflanzen.

Wir wenden uns nun von den blütenlosen Pflanzen (Kryptogamen) oder Sporenpflanzen zu den Blütenpflanzen (Phanerogamen). Diese sind in ihren höheren Gruppen bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie zwei ihnen eigentümliche Formen von Geschlechtsorganen, nämlich Stempel (Pistill) — bestehend aus Fruchtknoten, Griffel und Narbe — und Staubgefäß oder Staubblatt, aufweisen. Dazu kommt, daß bei ihnen Vermehrungskörper von ganz besonderer Art auftreten, die Samen, nach denen man die ganze Abteilung auch wohl Samenpflanzen nennt, und endlich, daß die Stempel und Staubgefäße meistens noch wieder von besonderen Hüllen umgeben sind und so das zustande kommt, was uns als „Blüte" und als Hauptmerkmal der ganzen Abteilung geläufig ist (Abb. 71). Die vollständig neuen Bezeichnungen für alle diese Organe weisen darauf hin, wie verschieden den älteren Forschern die Organisation der Phanerogamen von derjenigen der Kryptogamen erschien. Dennoch ist es gelungen — und zwar auf Grund eines eingehenden Studiums der Fortpflanzungserscheinungen —, die Brücke von den Kryptogamen, insbesondere den Archegoniaten, zu den Blütenpflanzen zu schlagen.

Abb. 71. Längsschnitt einer Blüte (Schema).
K Kelch, B Blumenkrone, S Staubgefäß, St Stempel.

Bevor wir den Weg dazu kennenlernen, muß der Bau der Blüte genauer ins Auge gefaßt werden. Für manchen Laien ist das Hauptmerkmal der Blüte eine farbige, aus einer bestimmten Anzahl freier oder verwachsener Blätter gebildete Hülle, die „Blumenkrone", die dann noch wieder von einer ähnlichen, aber grün gefärbten Hülle, dem „Kelch" umgeben ist. Doch kann die Hülle auch wohl einfach bleiben und entweder einer Blumenkrone oder einem Kelche ähneln, oder sie kann aus zwei gleichartigen Hüllen, bei der Tulpe z. B. aus zwei Kreisen von je drei Blättern, bestehen. In den letzteren Fällen wendet man das Wort „Perigon" an. Auch kann, wie z. B. bei den unter dem Namen „Fuchsien" bekannten Zierpflanzen, der Kelch bisweilen durchaus blumenkronartig gefärbt sein. Alle diese Merkmale sind jedoch für den wissenschaftlichen Begriff der Blüte unwesentlich; wesentlich ist nur das Vorhandensein von mindestens einem Stempel oder einem Staubgefäß.

Abb. 72. Bau eines Staubbeutels;
die vier Pollensäcke bei c aufgesprungen.

Der wesentliche Teil des Staubgefäßes sind die Pollensäcke, die den Blütenstaub oder Pollen liefern. In der Regel sind vier Pollensäcke zu einem Staubbeutel (einer Anthere) vereinigt, und dieser Staubbeutel endlich sitzt einem Staubfaden (Filament) auf (Abb. 72). Am Stempel ist der Fruchtknoten, der die Samenanlagen umschließt, der wesentliche Bestandteil. Er bedarf aber zur Aufnahme des Pollens noch eines besonderen Apparates, der Narbe, und diese wiederum sitzt oft auf einem besonderen Fortsatz des Fruchtknotens, dem Griffel.

Es ist das Verdienst Goethes, zuerst klar erkannt zu haben, daß sowohl Staubgefäße als auch Stempel ihrem Formwert nach auf Blätter zurückzuführen sind. Wenn man beim Lesen seiner Schrift über „die Metamorphose der Pflanzen" an die Stelle kommt, wo er eine von ihm beobachtete durchwachsene Rose schildert, so empfindet man die Genugtuung mit, die ihm dieser lebende Beweis für die Richtigkeit seiner Auffassungen vom Bau der Blüte gewährt. Goethe ist sich schon damals, wenn er es auch in andere Worte kleidet, klar darüber gewesen, daß die Blüte nichts anderes ist als ein beblätterter Sproß, dessen Achse verkürzt ist, dessen Blätter dadurch einander stark genähert sind, und dessen Blätter den besonderen Aufgaben, die ihnen zufallen, durch besondere Umgestaltung angepaßt sind. Noch kürzer können wir heute dasselbe ausdrücken, indem wir sagen: Die Blüte ist ein zu Fortpflanzungszwecken umgebildeter Sproß.

Wie aus manchen Bemerkungen hervorgeht, hat Goethe auch schon eine Vorahnung von der Bedeutung dieser Auffassung im Sinne der Abstammungslehre gehabt. Heute erscheint es uns mit Recht als ein Rückschritt zu einer einfacheren und älteren Organisation der Blütenteile, wenn wir z. B. sehen, wie ein Tulpenfruchtknoten sich in einer gefüllten Tulpe in drei Teile, nämlich die Fruchtblätter, spaltet, an deren Innenseite sich die Samenanlagen finden. Denn wir wissen heute, daß es Pflanzen gibt, bei denen normalerweise die Samenanlagen nicht im Innern geschlossener Behälter, der Fruchtknoten, entstehen, sondern frei an Fruchtblättern, die nicht miteinander verwachsen. Es sind die nacktsamigen Pflanzen oder Gymnospermen. Unter ihnen bieten die Nadelhölzer die nächstliegenden Beispiele. Denken wir an einen Tannen- oder Kiefernzapfen, wie er aus lose übereinanderliegenden, braunen, holzigen Schuppen, eben den Fruchtblättern, besteht, deren jedes zwei geflügelte Samen trägt (Abb. 73). Oder denken wir an die merkwürdigen gefiederten Fruchtblätter der zu den Palmfarnen (Zykadeen) gehörigen Gattung Cycas, die am Grunde einige große Samen tragen (Abb. 73f). Solche nacktsamige Pflanzen sind, wie wir heute wissen, geologisch älter als die bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen), von deren Betrachtung wir ausgingen, und es ist uns heute keine Frage mehr, daß die Angiospermen sich aus Gymnospermen entwickelt haben, daß der Zusammenschluß der Fruchtblätter zu schützenden und geschlossenen Behältern für die Samen das stammesgeschichtlich jüngere Verhalten ist.

Der Begriff der Blüte, wie wir ihn zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen nahmen, erleidet dadurch allerdings eine fernere Verallgemeinerung. Wenn wir beispielsweise die Nadelhölzer noch als „Blütenpflanzen" bezeichnen wollen, können wir nicht mehr daran festhalten, den geschlossenen Stempel als notwendiges Merkmal einer (weiblichen) Blüte anzusehen. Jetzt muß uns schon ein einzelnes Fruchtblatt

Abb. 73. Fruchtblattbildungen bei nacktsamigen Pflanzen (Gymnospermen).
a Kiefernzweig, der an seiner Spitze zwei Blütenzapfen (B), weiter unten einen unreifen Fruchtzapfen trägt; b Blütenzapfen, vergr., um die Fruchtblätter zu zeigen; c einzelnes Fruchtblatt, an der Innenseite mit zwei Samenanlagen; d Kiefernzweig mit alten Zapfen; M männliche Blüten; e einzelne Zapfenschuppe (Fruchtblatt) mit zwei geflügelten Samen; f gefiedertes Fruchtblatt von einem Palmfarn (Cycas), unten sechs unreife Samen tragend.

oder eine Gruppe von Fruchtblättern mit Samenanlagen oder wohl gar eine einzelne Samenanlage (bei der Eibe) genügen, um das Wort „Blüte" darauf anzuwenden, und so sieht man, daß im Grunde der Name „Samenpflanzen" für die Phanerogamen weit treffender ist, als die alte Bezeichnung „Blütenpflanzen".

Doch wir wollen damit unsere Betrachtungen über Bau und Begriff der Blüte abschließen, um uns nun unserer Hauptaufgabe zuzuwenden, nämlich die anscheinend so abweichende Fortpflanzungsweise der Blütenpflanzen zu derjenigen der archegoniaten Kryptogamen in Beziehung zu setzen. Es war der Botaniker Wilhelm Hofmeister, der im Jahre 1851 in seinen „Vergleichenden Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen" den Grund für unsere heutigen Auffassungen legte. Er wies nach, daß der Generationswechsel der Moose und Farne sich auch bei den Gymnospermen noch finde, und später hat sich Hofmeisters Generationswechsellehre auch auf die Angiospermen ausdehnen lassen. In neuester Zeit hat sich sogar gezeigt, daß auch viele Algen und Pilze sich dem Gesetze des Generationswechsels zu fügen scheinen.

Was nun zunächst die Gymnospermen betrifft, so sollen als erstes Beispiel die Verhältnisse bei den Nadelhölzern betrachtet werden. Die Samenanlagen entstehen bei Fichten und Kiefern zu zweien an den schuppenförmigen Fruchtblättern, die ihrerseits wieder zu zapfenförmigen weiblichen Blüten vereinigt sind (Abb. 73). Im Längsschnitt (Abb. 74) läßt die Samenanlage eine später zur Samenschale werdende Wandung erkennen, die eine Öffnung, die „Mikropyle", besitzt, um den

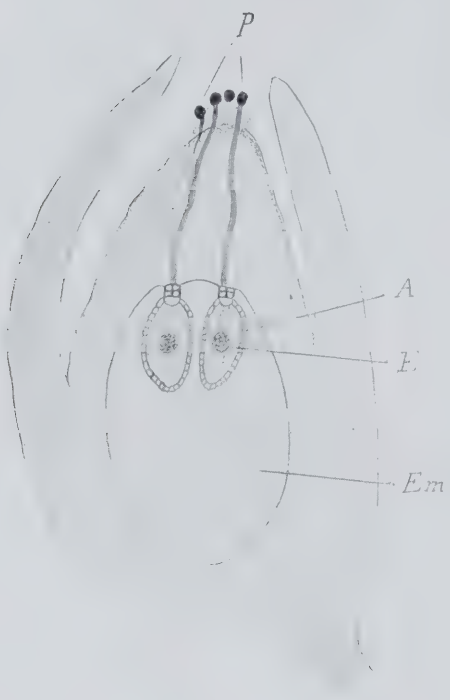


Abb. 74. Längsschnitt durch die Samenanlage eines Nadelholzes.
P Pollenkörner (keimend);
A Archegonium, E Eizelle, Em Embryosack (n. Strasburger).

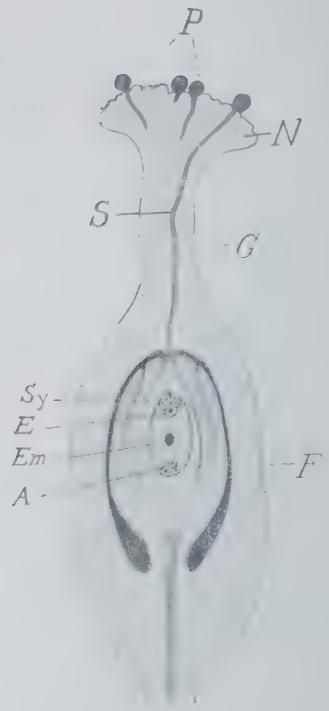


Abb. 75. Schematischer Längsschnitt durch Stempel und Samenanlage einer bedecktsamigen Pflanze.
F Fruchtknoten, G Griffel, N Narbe, P Pollenkorn, S Pollenschlauch, Em Embryosack, E Eizelle, Sy Synergide, A Antipode.

durch den Wind verbreiteten Pollenkörnchen Einlaß zu gewähren. Darauf folgt eine zweite Wandungsschicht (von den Botanikern „Nucellus" genannt), die von den Schläuchen der keimenden Pollenkörner durchwachsen wird, und im Innern birgt die Samenanlage eine Höhlung, deren Bedeutung durch den Namen „Embryosack" zum Ausdruck gebracht ist. Hier entwickelt sich die junge Pflanze aus der befruchteten Eizelle. Dieser Embryosack stellt ursprünglich eine einzige Zelle dar, die aber durch häufige Teilungen ein vielzelliges Nährgewebe (Endosperm) liefert, das nun den ganzen Embryosack erfüllt und an dem der Mikropyle zugekehrten Ende mehrere Eizellen umschließt. Jede Eizelle aber ist so von besonderen Zellen umgeben, daß ganz deutlich der Eindruck eines Archegoniums, wie wir es bei Farnen und Moosen kennenlernten, erweckt wird. Daraus folgt aber weiter, daß das Endo-

sperm mit einem in der Spore stecken bleibenden Prothallium verglichen werden muß, daß die ursprüngliche Embryosackzelle einer Spore, und zwar einer Makrospore, entspricht, und daß somit die Samenanlage nichts weiter ist als ein Makrosporangium, wie wir es bei Salvinia bereits kennenlernten. Damit wäre nun in der Tat die gesuchte Brücke von den archegoniaten Kryptogamen zu den Gymnospermen gefunden, und es wäre die Möglichkeit einer stammesgeschichtlichen Entwicklung der Samenanlage der Gymnospermen aus den Makrosporangien der Kryptogamen nahegelegt. Werden sich nun aber auch die angiospermen Blütenpflanzen dieser Deutung fügen?

Um das zu prüfen, werfen wir einen Blick auf die Samenanlage der Angiospermen (Abb. 75), die wir natürlich, im Gegensatze zu den Verhältnissen der Gymnospermen, im Fruchtknoten suchen müssen. Die Keimung der Pollenkörner, die nun nicht mehr, wie bei den Gymnospermen, unmittelbar die Mikropyle erreichen können, erfolgt auf der Narbe, die Pollenschläuche werden erheblich länger und müssen unter Umständen einen langen Griffel durchwachsen, ehe sie die Mikropyle und schließlich die Eizelle erreichen. An der Samenanlage erkennen wir wiederum eine Wandung, sodann den „Nucellus“ und endlich den Embryosack. Auch stellt dieser Embryosack wieder ursprünglich eine einzige Zelle dar, welche wiederholten Teilungen unterliegt. Die Zahl der Zellen im Embryosack bleibt jedoch eine sehr beschränkte. Nachdem sich infolge von 3 Teilungen 8 Zellkerne gebildet haben, grenzen sich an den beiden Enden des Embryosacks je 3 Zellen gegeneinander ab, und die beiden noch übrigen Kerne vereinigen sich in der Mitte des Embryosacks zum sogenannten „sekundären Embryosackkern“. Den so geschaffenen Zellapparat gilt es jetzt mit dem Inhalte des Embryosacks der Gymnospermen zu vergleichen und danach zu deuten. Was zunächst die drei der Mikropyle zugekehrten Zellen betrifft, so vergrößert sich die eine von ihnen erheblich und wird zur Eizelle, während die beiden anderen als sogenannte „Gehilfinnen“ (Synergiden) den Übertritt des Polleninhaltes in den Embryosack, insbesondere in die Eizelle, vermitteln. Die drei am anderen Ende des Embryosacks gelegenen Zellen führen den Namen der „Antipoden“ und müssen nun wohl zusammen mit dem sekundären Embryosackkern dem Prothallium verglichen werden, das bei den zweisporigen Farnen (Salvinia) und bei den Gymnospermen fast den ganzen Embryosack erfüllt, bei den Angiospermen aber offenbar aufs äußerste rückgebildet ist. Für die „Gehilfinnen“ ist die nächstliegende Deutung, daß wir es mit den Resten eines außerordentlich reduzierten Archegoniums zu tun haben.

Auf diese Weise gelingt es nun in der Tat, die bedecktsamigen (angiospermen) Blütenpflanzen durch Vermittlung der nacktsamigen (gymnospermen) zu den Archegoniaten in Beziehung zu setzen, wenigstens bezüglich des *weiblichen* Fortpflanzungsapparates. Etwas größere Schwierigkeiten macht die Deutung der Pollenkörner, aber auch hier führt die vergleichende Methode zum Ziele, freilich nur, wenn wir uns bereits an den Gedanken gewöhnt haben, daß im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung eine ursprünglich hochentwickelte Generation, das Prothallium, bis auf wenige Zellen zurückgebildet werden konnte. Haben wir die Samenanlage als ein Makrosporangium und die primäre Embryosackzelle als Makrospore gedeutet, so liegt nichts näher als die Fächer der Staubbeutel als Mikrosporangien und die

Pollenkörner, die sich in ihnen bilden, als Mikrosporen anzusehen. Untersuchen wir aber den Bau eines Pollenkorns (Abb. 76) der Gymnospermen, so zeigt sich, daß es zwar anfangs, wie der Embryosack, eine einzige Zelle darstellt, daß aber schließlich eine Sonderung in vier Zellen von dreierlei Art eintritt. Zwei von diesen Zellen werden als „vegetative Zellen" bezeichnet; sie bleiben auch bei der Keimung des Pollenkorns im Pollenkern liegen, gehen dort zugrunde und sind als die Reste eines rückgebildeten Prothalliums zu deuten. Eine dritte Zelle, deren Kern bei der Bildung des Pollenschlauches in diesen einwandert und für dessen Wachstum von Bedeutung ist, kann vielleicht auch noch mit zum Prothallium gerechnet werden. Die vierte Zelle aber liefert die in den Pollenschlauch eintretenden und die Befruchtung vollziehenden generativen Zellen, also die den Spermatozoiden der Kryptogamen zu vergleichenden männlichen Geschlechtszellen. Von großem Interesse ist es nun, zu sehen, daß bei gewissen Gymnospermen, nämlich den schon wegen ihrer merkwürdigen Fruchtblätter erwähnten Palmfarnen (Zykadeen) tatsächlich noch bewimperte Spermatozoiden (Abb. 77), wenn auch sehr merkwürdig gestaltet, auftreten. Diese in ihrem Wuchse an Baumfarne erinnernden Gewächse erweisen sich dadurch als diejenigen unter den heutigen Gymnospermen, welche den Farnpflanzen am nächsten stehen.

Abb. 76. Pollenkorn einer nacktsamigen Pflanze (Gingko). G generative Zelle.

Abb. 77. Spermatozoid mit Wimperspirale von einem Palmfarn (Zamia). (Nach Strasburger.)

Aus dem Gesagten ergibt sich also, daß auch in den als Mikrosporen zu deutenden Pollenkörnern der Gymnospermen Zellen auftreten, die nicht der Befruchtung dienen und darum ohne Zwang als Prothalliumzellen gedeutet werden können. Etwas anders ist es bei den Angiospermen (Abb. 78). Hier unterbleibt die Bildung vegetativer Zellen ganz. Von einem eigentlichen Prothallium kann also nicht mehr die Rede sein. Alle vorhandenen Kerne, der beim Wachstum des Pollenkorns beteiligte sowie die beiden generativen Kerne, wandern in den Pollenschlauch ein. Abgegrenzte generative Zellen, wie wir sie bei den Palmfarnen auftreten sahen, sind nicht mehr vorhanden.

Hier ist nun der Ort, um unsere Kenntnis vom Befruchtungsvorgang, den wir schon verschiedentlich berührten, etwas zu vervollständigen (Abb. 78, 79). Daß die Befruchtung in der Verschmelzung der Eizelle mit einem Spermatozoid, einer generativen Zelle oder wenigstens einem generativen Kerne besteht, ist uns bekannt. Auch war schon von der Keimung des Pollenkorns die Rede, die bei den Blütenpflanzen dem eigentlichen Befruchtungsvorgange vorangehen muß. Auffallend war nun, daß man im Pollenschlauche bei den Angiospermen immer, bei den Gymnospermen oft, zwei generative Kerne findet, obwohl doch einer für die Befruchtung der Eizelle ausreicht. Diese Erscheinung hat sich bei den Angiospermen in höchst merkwürdiger Weise aufgeklärt, indem sich herausstellte, daß der zweite

Abb. 78. Die Bildung des Pollenschlauchs bei einer Lilie. a und b Pollenkorn, c dasselbe keimend, d die Spitze des Pollenschlauchs (n. Strasburger).

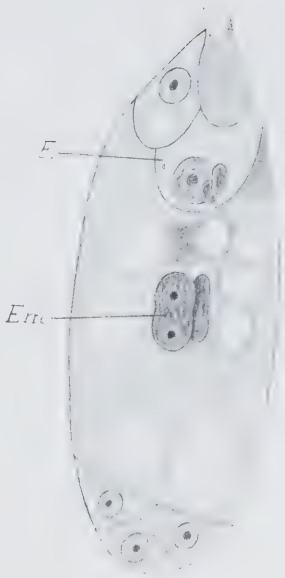


Abb. 79. Der Befruchtungsvorgang im Innern der Samenanlage einer Lilie. E Eizelle, deren Kern mit dem einen generativen des Pollenschlauchs verschmilzt; Em der Embryosackkern mit dem zweiten generativen Pollenkern kopulierend (n. Strasburger).

dieser Kerne mit dem sekundären Embryosackkern in ähnlicher Weise verschmilzt, wie der erste mit dem Eikerne. Es findet also gewissermaßen eine „doppelte Befruchtung" statt, und das Ergebnis ist, daß nicht nur die Eizelle beginnt sich zu teilen, um sich zum Pflanzenembryo zu entwickeln, sondern daß das Verschmelzungsprodukt von Embryosackkern und generativem Kern ebenfalls zur Teilung angeregt wird. Dieser Kern heißt der „Endospermkern", denn aus ihm werden nunmehr die Kerne eines ähnlichen Nährgewebes, wie wir es bei den Gymnospermen als „Endosperm" (= Prothallium) kennenlernten. Das Besondere seiner Bildung besteht darin, daß es erst dann zur Entwicklung kommt, wenn die Eizelle befruchtet wird, und daß es sich nur bildet, wenn der Embryosackkern Gelegenheit findet, mit einem generativen Kerne zu verschmelzen. Es ist also ein nachträglich zur Entwicklung kommendes Prothallium, dessen Bildung dann unterbleibt oder doch auf die drei Antipodenzellen beschränkt bleibt, wenn in Ermangelung einer Befruchtung der Eizelle kein Bedürfnis für die Entwicklung eines Nährgewebes, das ja doch der Ernährung des Keimlings dienen soll, vorliegt.

Unsere Betrachtungen zeigen uns, daß die höheren Kryptogamen durch Vermittlung der Gymnospermen in Beziehung treten zu den von ihnen scheinbar durch

eine so tiefe Kluft getrennten Phanerogamen. Das zeigt sich besonders darin, daß es gelungen ist, den Generationswechsel, jenen merkwürdigen Wechsel von Generationen mit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, wie ihn z. B. die Farne aufweisen, auch bei den Blütenpflanzen nachzuweisen. Denn darauf kommt es doch schließlich hinaus, wenn wir bei den Gymnospermen, und in noch mehr verkümmerter Form bei den Angiospermen, ein Prothallium finden. Schon bei den Wasserfarnen (Salvinia) und anderen höheren Kryptogamen hat, wie wir sahen, eine starke Rückbildung der geschlechtlichen Generation, des Prothalliums, eingesetzt. Das Prothallium bleibt vollkommen in der Spore stecken, hat schon hier seine Bedeutung als selbständig lebende Generation eingebüßt, und sein Dasein kommt nur noch dem forschenden Menschengeiste zum Bewußtsein. Und so geht es bei den Gymnospermen und Angiospermen schrittweise weiter abwärts mit der Ausbildung dieser Generation, von deren Existenz bei den Blütenpflanzen wir überhaupt keine Kenntnis haben würden, wenn die höheren Kryptogamen heute etwa alle bereits ausgestorben und damit unserer Untersuchung unzugänglich wären. Die Merkwürdigkeit unseres Untersuchungsergebnisses aber wird uns wohl am besten klar, wenn wir es etwa in der folgenden Form ausdrücken: Die Blütenpflanzen, wie wir sie heute vor uns sehen, scheinbar mit geschlechtlicher Fortpflanzung versehen, sind in Wirklichkeit Pflanzen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung, den Farnen gleichend; erst die von ihnen im Embryosack oder Pollenkorn erzeugte zweite Generation, so rückgebildet sie auch sein mag, ist es, die durch Ausbildung von Eizellen und Samenzellen zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreitet.

Haben wir auf diese Weise die höheren Kryptogamen zu den Blütenpflanzen in genetische Beziehung gesetzt, so ist es doch angebracht, auch noch auf eine Besonderheit der Blütenpflanzen gegenüber den blütenlosen Pflanzen hinzuweisen, nämlich auf das Samenkorn. Während die Samenanlage nichts weiter ist als ein Sporangium mit einer Makrospore, ist das reife Samenkorn ein weiter entwickeltes Gebilde, für das bei den Kryptogamen nichts Vergleichbares zu finden ist. Wenn aus der befruchteten Eizelle sich innerhalb der Samenschale ein junges Pflänzchen entwickelt, an welchem wir in der Regel bereits die Anlagen von Wurzel, Achsenorgan und Blättern unterscheiden können, das aber zum Transport fest verpackt in der Samenschale ruht, so liegt darin eine ganz besondere Eigentümlichkeit der Phanerogamen. Daß man diese Eigentümlichkeit mit Recht benutzt hat, um für die Phanerogamen einen treffenderen Ausdruck zu schaffen, und daß man sie demgemäß „Samenpflanzen" (Spermatophyten) genannt hat, fand bereits früher Erwähnung.

E. Zellforschung und Generationswechsellehre.

Die neuere Forschung hat gezeigt, daß die von den höheren Kryptogamen auf die Blütenpflanzen übertragene Lehre vom Generationswechsel sich auch auf niedere Kryptogamen anwenden läßt. Der Nachweis des Generationswechsels gelingt jedoch hier nur durch Anwendung eines ganz neuen Hilfsmittels, nämlich durch das genaue Studium der Zell- und Kernteilung, und um das zu verstehen, müssen wir unsere bisherige Kenntnis dieses wichtigen Vorganges noch erheblich

ergänzen. Wir erinnern uns hier der im 1. Kapitel erwähnten Tatsache, daß alle Körperzellen einer bestimmten Organismenart bei der Kernteilung stets die gleiche Zahl von Chromosomen erkennen lassen. Das ist das Gesetz von der Konstanz der Chromosomenzahl. Was nun aber noch zu besprechen bleibt, ist das Verhalten der Keimzellen. August Weismann, der in den achtziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts seine Vererbungslehre entwickelte, wonach in den Chromosomen der Keimzellen (im „Keimplasma") die Anlagen zu den Eigenschaften des aus diesen Keimzellen hervorgehenden Organismus begründet seien, kam im Verfolg dieses Gedankens zu der Schlußfolgerung, daß es noch eine andere als die gewöhnliche Kernteilung geben müsse. Bei der letzteren werden bekanntlich alle Chromosomen halbiert, die Hälften werden sorgsam auf die beiden Tochterkerne verteilt, und alsdann wächst das Chromatin wieder zu seiner normalen Masse heran. Weismann nannte nun eine solche Teilung „Äquationsteilung" und er sagte sich, daß, wenn die Kerne der Keimzellen sich nicht in ihrem Chromosomengehalt von den Körperzellen unterscheiden würden, nach der Befruchtung ja eine Verdoppelung der Chromosomenzahl und damit der „Ahnenplasmen" eingetreten sein müsse, daß in der nächsten Generation eine abermalige Verdoppelung zur Vervierfachung und so fort führen müsse. Das aber erschien ihm undenkbar. Und so kam er in seiner Schrift: „Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung" dazu, gewisse Kernteilungen der reifenden Keimzellen als Reduktionsteilungen anzusehen, d. h. als Teilungen, bei denen der Chromosomenbestand dadurch auf die Hälfte reduziert wird, daß keine Spaltung der Chromosomen eintritt, sondern der Chromosomenbestand der Zahl nach halbiert wird, indem die halbe Chromosomenzahl dem einen, die andere Hälfte dem anderen Tochterkern zufällt. Er sagte damals: „Sollte ich mich aber selbst in dieser Deutung irren, so scheint mir doch die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduktion der Ahnenplasmen so sicher begründet, daß die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müssen, wenn sie auch in den bis jetzt bekannten Tatsachen noch nicht enthalten sein sollten. Der physiologischen Wirkung nach muß es zwei Arten der Karyokinese geben, erstens eine Form, durch welche sämtliche Ahnenplasmen halbiert jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden, und zweitens eine Teilungsart, durch welche jeder Tochterkern nur die halbe Zahl der Ahnenplasmen des Mutterkerns erhält; die erstere könnte man Äquationsteilung nennen, die zweite Reduktionsteilung." Es liegt hier einer jener interessanten Fälle von Voraussage noch nicht beobachteter Tatsachen auf Grund gewisser theoretischer Vorstellungen vor, der so recht deutlich zeigt, einen wie hervorragenden Anteil an der Feststellung der tatsächlichen Verhältnisse die „Spekulation", die Hypothesenbildung, haben kann. Ohne den leitenden Gedanken der Vererbungstheorie wären wir vielleicht bis auf den heutigen Tag noch nicht so weit, die beiden Kernteilungsvorgänge klar zu unterscheiden.

Es hat sich sehr bald gezeigt, daß Weismann nicht nur mit seiner Voraussage recht hatte, sondern daß er auch in der Deutung bestimmter Kernteilungen als Reduktionsteilung auf dem richtigen Wege war. Auf diese muß hier nun kurz eingegangen werden. Wir greifen damit notgedrungen auf das Stoffgebiet des folgenden Kapitels hinüber, denn es war das tierische Ei, an welchem man zuerst

den wichtigen Vorgang beobachtete, auf den Weismann jetzt zurückgriff, nämlich die Bildung der sogenannten „Richtungskörper" (Abb. 80). Mit diesem Namen hatte man Körperchen bezeichnet, welche aus dem Ei vor der Befruchtung ausgestoßen wurden, und zwar etwa an der Stelle, wo später die ersten beiden Furchungsebenen des sich teilenden Eies sich schneiden mußten. „Polzellen" hatte man diese Gebilde auch genannt, nachdem O. Hertwig und Bütschli festgestellt hatten, daß sie einen Kern enthielten und somit den Wert einer Zelle hatten. Kurz vor der Bildung der ersten Polzelle hatte man das Verschwinden des Eikernes, Keimbläschen genannt, beobachtet. Dieses scheinbare Verschwinden ist uns heute, wo wir den Vorgang der indirekten Kernteilung (Karyokinese) kennen, verständlich. Es ist das Zeichen dafür, daß die Teilung begonnen hat, deren Ergebnis eben in der Abschnürung einer kleinen Polzelle besteht. Auf diese erste „Reifungsteilung" folgt dann noch eine zweite, d. h. die Abschnürung einer zweiten Polzelle, während gleichzeitig die erste sich in der Regel ebenfalls in zwei kleine Zellen teilt. Das Gesamtergebnis sind folglich vier Zellen, deren eine — die zur Befruchtung reife Eizelle — sich in der Größe kaum von der unreifen Eizelle unterscheidet, während die drei Polzellen sehr klein sind und als verkümmerte Eizellen aufgefaßt werden können.

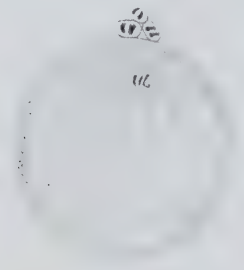


Abb. 80. Ei eines Spulwurms (Ascaris) mit den 3 „Polzellen".

Weismann glaubte nun schon auf Grund des damals noch unvollkommenen Tatsachenmaterials die eine dieser Reifungsteilungen als Reduktionsteilung in Anspruch nehmen zu können, die zur Folge hätte, daß z. B. eine Tierart mit im allgemeinen achtchromosomigen Zellen auf diese Weise reife Eizellen mit nur 4 Chromosomen erhielt. Er nahm dasselbe für die Reifung der Samenzellen an, und die weiteren Untersuchungen haben ihm, wie schon gesagt, auch recht gegeben.

Die genauere Darstellung der Reifungsvorgänge mag im folgenden an einem Beispiel, an der Reifung der Samenzellen eines Spulwurms (Ascaris megalocephala bivalens, Abb. 81) erfolgen. Bei dieser Tierart, die für eine ganze Reihe von Forschern, von denen wir van Beneden, O. Hertwig und Boveri nennen, ein wichtiges Untersuchungsobjekt war, beträgt die Zahl der in den Körperzellen auftretenden Chromosomen nur vier. Auch die in den Hoden gebildeten Samenmutterzellen sind vierchromosomig. Aus dem im ruhenden Kern verteilten Chromatin bilden sich zur Vorbereitung der ersten Reifeteilung vier bei ihrem Sichtbarwerden bereits deutlich längsgespaltene fadenförmige Chromosomen, die sich bald stark verkürzen und im beigedruckten Schema (Abb. 81) als Kügelchen dargestellt sind. Diese vier Doppelchromosomen ordnen sich nun so, daß zwei Vierergruppen oder Tetraden entstehen, worauf eine gewöhnliche Teilung erfolgt, indem die Spaltungsstücke sich auf die beiden Pole der Kernspindel verteilen und das Zellplasma sich durchschnürt. Während nun aber nach anderen Zellteilungen die Kerne in ein Ruhestadium eintreten, in denen sie sich vor allem wieder gegen das Protoplasma abgrenzen, tritt das jetzt nicht ein. Vielmehr folgt unmittelbar auf die erste Teilung die zweite, und zwar so, daß die neuen Kernspindeln jetzt senkrecht zur Richtung der ersten gelagert sind. Ohne daß von neuem eine Spaltung der Chromosomen statt-

gefunden hat, beginnt der Kernspindelapparat einer jeden Zelle mit der Verteilung der nun noch vorhandenen Zweiergruppen auf vier Kerne bzw. Zellen. Das Ergebnis sind vier gleich große Zellen mit je zwei Chromosomen, die sich abplatten und aneinanderlegen, worauf die Zellen die eigentümliche Gestalt einer Spitzkugel — das ist bei Ascaris die Form der Spermatozoen — annehmen. Ganz entsprechend verläuft auch die Reifung des Eies, nur mit dem Unterschiede, daß von den vier Zellen, die sich ergeben, nur eine das für eine Eizelle nötige Nährmaterial mitbekommt, während die drei anderen zu absterbenden Polzellen werden. Heute kann es als vollkommen sicher gelten, daß in dieser Halbierung der Chromosomenzahl eine Vorbereitung auf die Befruchtung zu sehen ist, besonders da — zuerst wieder von Weismann — festgestellt wurde, daß ohne Befruchtung (parthenogenetisch) sich entwickelnde Eier eine Ausnahme von der Regel machen, indem die Reduktionsteilung unterbleibt. Doch davon soll später noch die Rede sein.

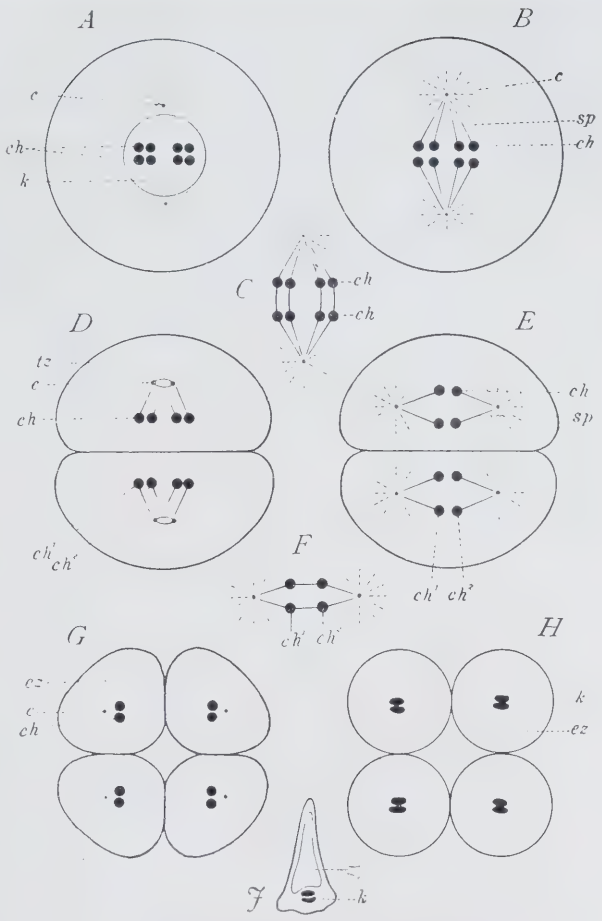


Abb. 81. Reifung der Samenzellen bei Ascaris megalocephala. A bis H die Reifeteilungen, J die fertige Samenzelle. c Zentrosom, ch Chromosomen, sp Spindelfasern, k Kern, tz Tochterzelle, ez Enkelzelle.

Wir beenden hiermit unseren Ausflug auf zoologisches Gebiet und wenden uns wieder unseren botanischen Objekten zu. Auch für die Keimzellen der höheren Pflanzen hat man die eben geschilderten Verhältnisse bestätigt gefunden. Auch hier haben also die zur Befruchtung reifen Keimzellen nur die halbe Chromosomenzahl, verglichen mit den übrigen Zellen der Pflanze. Ein ganz eigentümliches Verhalten zeigen aber die beiden Generationen der mit Generationswechsel sich entwickelnden Kryptogamen. Nehmen wir wieder die Farnentwicklung als Ausgangspunkt, so lehrt eine Untersuchung der Zellen des Farnes und des Prothalliums, daß die Farnzellen doppelt so viele Chromosomen besitzen wie die Zellen des Prothalliums. Wo findet nun hier eine Reduktion der Chromosomenzahl statt? Die Untersuchung

hat gelehrt, daß die in den Sporangien erfolgende Teilung der Sporenmutterzellen in vier Sporen die Gelegenheit dafür bietet. Wenn dann die reife Sporenzelle sich durch gewöhnliche Äquationsteilungen zum Prothallium entwickelt, so erhalten damit alle Zellen des Prothalliums, einschließlich der Keimzellen, die einfache (haploide) Chromosomenzahl. Durch die Vereinigung einer Eizelle mit einem Spermatozoid aber entsteht eine Zelle mit doppelter (diploider) Chromosomenzahl, und durch deren Teilung eine neue Generation von gleicher Kerneigenschaft.

Machen wir die Anwendung auf die Moosentwicklung, so ist die Moospflanze natürlich die haploide, die Mooskapsel die diploide Generation, und die Reduktionsteilungen finden wieder bei der Sporenbildung statt. In der Entwicklung von Salvinia finden wir im rückgebildeten Prothallium die haploide Generation und bei den Phanerogamen liefert uns die Untersuchung der Kerne im Embryosack und Pollenkorn ein vortreffliches Mittel, um unsere frühere Deutung, wonach die Phanerogamenentwicklung ein verkappter Generationswechsel ist, nachzuprüfen. In der Tat zeigte sich, daß bei der Bildung des Embryosacks, also der Makrospore nach unserer früheren Deutung, Reduktionsteilung stattfindet. Ebenso hat man gefunden, daß die Pollenkörner, die ursprünglich einfache Zellen sind, genau wie die Sporen bei Farnen und Moosen zu vieren aus einer Pollenmutterzelle entstehen, und daß die Kerne dabei eine Reduktionsteilung erfahren. Damit ist die alte Hoffmeisterſche Deutung also glänzend bestätigt, und wir sind berechtigt, auch in der Phanerogamenentwicklung von einer haploiden Geschlechtsgeneration und einer diploiden ungeschlechtlichen Generation zu sprechen.

Die Schlußfolgerungen würden sich noch weiterführen lassen, wenn wir nun auch die Kryptogamen von den Moosen abwärts, also die Thallophyten, in unsere Untersuchung einbeziehen wollten, denn auch hier sind haploide und diploide Zellen und oft auch entsprechende Generationen zu unterscheiden. Doch zwingt die Rücksicht auf den Raum, von dieser Vervollständigung der Generationswechsellehre abzusehen.

F. Parthenogeneſe und Apogamie.

Die Mannigfaltigkeit der Fortpflanzungsweisen, wie wir sie in Gestalt der ungeschlechtlichen Vermehrung und der in sich auch wieder so wechselnden geschlechtlichen Fortpflanzung an uns vorüberziehen sahen, sollte man mit dem bisher Geschilderten für erschöpft halten. Und doch hat die Natur noch einige andere Wege gefunden, um ihr Ziel, die Erzeugung neuen Lebens an Stelle des absterbenden alten, zu erreichen. Es gibt keinen möglichen Weg, den sie zu diesem Zwecke nicht auch wirklich beschritten hat. Auch der *Rückschritt* muß unter Umständen ihren Zielen dienen. Das sahen wir schon in der Verkümmerung der geschlechtlichen *Generation* bei den höheren Farnen und den Blütenpflanzen, und das wird jetzt noch auffälliger bestätigt durch die *Rückbildung des Sexualaktes selbst*. Schon bei den Thallophyten sind Beispiele dafür zu finden. So sehen wir bei gewissen *Kieselalgen* aus zwei nebeneinanderliegenden Zellen die Protoplasten austreten, als ob sie kopulieren wollten, dann aber *nebeneinander* zwei *getrennte* Auxosporen bilden. Ein weiteres Beispiel: Zwei Fäden des *Kopfschimmels* (Mucor)

bilden in bekannter Weise ihre zueinander hin wachsenden Kopulationsfortsätze, gliedern je eine Zelle ab, ohne aber diese Zellen verschmelzen zu lassen, so daß nicht eine „Zygospore" entsteht, sondern zwei „Azygosporen". Auch Spirogyra, die Schraubenalge, kann sich ähnlich verhalten. Spirogyra mirabilis, eine besonders dickfädige Art, bildet überhaupt keine Kopulationsfortsätze aus, sondern jede einzelne Zelle kann ohne Kopulation eine Dauerspore (Azygospore) erzeugen.

In allen diesen Fällen handelt es sich um Organismen mit einer noch erst in den Anfängen stehenden geschlechtlichen Differenzierung der Keimzellen, und es nimmt nicht weiter wunder, wenn derartige Keimzellen auch einmal selbständig zur Entwicklung schreiten. Anders liegen die Dinge bei stark differenzierten Geschlechtszellen. Hier ist bei den männlichen Zellen an eine selbständige Entwicklung im allgemeinen schon deshalb nicht zu denken, weil den meist sehr kleinen Samenzellen die nötigen Baustoffvorräte fehlen. Nur die Eizelle kann deshalb hierfür in Frage kommen. Im allgemeinen ist aber auch sie ohne den Anstoß, den ihr die Befruchtung erteilt, entwicklungsunfähig. Ja, der Gedanke, daß auch aus einem unbefruchteten Ei einmal ein Nachkomme sich entwickeln kann, scheint auch heute dem Laien noch ebenso mit jeder Erfahrung in Widerspruch zu stehen, wie den Gelehrten der ersten Hälfte des verflossenen Jahrhunderts, als sie ungläubig vor der von dem französischen Forscher Bonnet entdeckten Tatsache standen, daß Blattläuse der „Jungfernzeugung" (Parthenogenesis) fähig sind. Heute aber kennt die Wissenschaft zahlreiche Fälle dieser Art.

Über die Beispiele aus dem Tierreiche soll im nächsten Kapitel berichtet werden. Unter den Pflanzen ist das am längsten (seit 1857) bekannte Beispiel die Armleuchteralge Chara crinita. Sie findet sich in Deutschland besonders in der Nähe der Küsten im salzschwachen Brackwasser. Es ist aber den Untersuchern nie gelungen, männliche Stücke dieser zweihäusigen Pflanze aufzufinden. Immer findet man in Deutschland nur weibliche Pflanzen mit Eibehältern, und trotzdem sieht man alljährlich neue Keimpflänzchen sich entwickeln.

In neuerer Zeit, etwa vom Ausgange des verflossenen Jahrhunderts an, hat man ähnliches auch für Blütenpflanzen festgestellt. Zuerst fand ein schwedischer Forscher, daß bei einem Korbblütler, dem Alpenkatzenpfötchen (Antennaria alpina) aus unbefruchteten Eizellen Embryonen entstehen. Dann wurde die gleiche Erscheinung bei mehreren Arten des Frauenmantels (Alchemilla) und bei einer Wiesenraute (Thalictrum purpurascens) festgestellt, und später kamen noch Beispiele aus der Familie der Korbblütler hinzu, unter ihnen mehrere Habichtskräuter (Hieracium) und der allbekannte Löwenzahn (Taraxacum officinale).

Die genauere Untersuchung hat aber bei den höheren Pflanzen ergeben, daß die Abweichung vom normalen Entwicklungsgange bereits bei der Bildung des Embryosackkernes beginnt, insofern hier die Reduktionsteilung und damit die Bildung einer haploiden Generation unterbleibt. Die Folge davon ist, daß auch die Eizelle nicht wie die normale reife Eizelle einen Halbkern besitzt, welcher der Ergänzung durch den Samenkern bedarf, sondern einen Vollkern. Das Ausfallen der Befruchtung ist also schon vorbereitet. Insofern gleicht die Eizelle jetzt einer Spore, die ja ebenfalls ohne Mitwirkung einer zweiten Zelle entwicklungsfähig ist. Aber noch mehr hat sich bei sorgfältiger Untersuchung des Embryosackes gezeigt. Es können nämlich,

wie beispielsweise beim Frauenmantel festgestellt wurde, auch die gewöhnlich verkümmernden Eizellen, die Gehilfinnen (Synergiden), sich zu Embryonen entwickeln, ja, einzelne Zellen der den Embryosack umgebenden Wandung, des „Nucellus", können ins Innere des Embryosacks hineinwachsen und ebenfalls Embryonen liefern (Abb. 82). Bei einer in unseren Gärten verbreiteten Zierpflanze, der Funkie (Funkia ovata) sind es sogar nur die vegetativen Zellen des Nucellus, welche zu Embryonen werden, und zwar bildet ein einzelner Embryosack regelmäßig mehrere Embryonen aus, so daß aus einem einzigen Samenkorn alsdann mehrere Pflanzen hervorgehen, eine Erscheinung, die man übrigens auch leicht an keimenden Apfelsinenkernen beobachten kann. Eine solche Fortpflanzungsweise weicht so sehr von der eigentlichen Parthenogenese ab, das man sie als Apogamie („Geschlechtsverlust") bezeichnet hat.

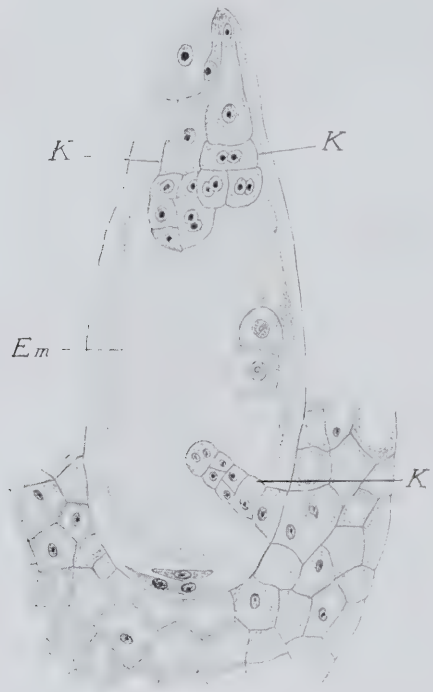


Abb. 82. Embryosack (Em) des Frauenmantels (Alchemilla) mit 3 Keimlingen (K), die nicht aus der Eizelle, sondern aus Gehilfinnen und einer Wandungszelle entstanden sind.

G. Die Mittel zur Sicherung der Befruchtung.

Die Natur hat eine große Zahl von Einrichtungen getroffen, um den Befruchtungsvorgang zu sichern. Das erste Mittel dazu besteht in der starken Beweglichkeit der männlichen Geschlechtszellen, zunächst wenigstens bei allen im Wasser wachsenden Kryptogamen, also besonders den Algen. So erklärt sich der auffällige Unterschied zwischen der mit mehr oder weniger Baumaterial belasteten Eizelle und der kleinen, der Baustoffe wohl ganz entbehrenden, dafür aber mit lebhafter Schwimmbewegung ausgestatteten Samenzellen.

Wesentlich andere Bedingungen für die Befruchtung entstehen beim Übergang der Pflanze zum Land- und Luftleben. Luftströmungen und Tiere bieten sich jetzt als neue Mittel zur Übertragung der befruchtenden Zellen dar und finden weitgehende Verwendung. Nur die höheren Kryptogamen in Gestalt der Moose und Farnpflanzen haben auch dann ihre schwimmenden Samenzellen beibehalten, wenn sie, wie es ja doch die meisten taten, den festen Boden besiedelt haben. Sie sind deshalb bezüglich der Befruchtung der Eizellen ihrer haploiden Generation auf die Mithilfe des Wassers, also auf Tau und Regen angewiesen, und erinnern uns dadurch noch heute daran, daß das Pflanzenleben des festen Landes — ebenso wie sein Tierleben — von wasserbewohnenden Organismen herstammt. Aber auch die lebhafteste aktive Bewegung der Samenzellen reicht an sich nicht aus und

würde nur zufallsmäßig zur Befruchtung führen, wenn nicht von der Natur dafür gesorgt wäre, daß die ausgeschwärmten Samenzellen die Eizelle auch finden. Tatsächlich zeigt sich, daß entweder die Eizelle oder die Eibehälter (Archegonien und Oogonien) eine Lockwirkung auf die Spermatozoiden ausüben. Wie fein das chemische Unterscheidungsvermögen der Samenzellen ist, ersieht man daraus, daß Farnspermatozoiden, die in reinem Wasser ziellos umherschwärmen, schon durch eine 0,001prozentige Lösung von Apfelsäure, die man etwa mittels eines kapillaren Glasröhrchens in das Präparat einführt, deutlich angelockt werden.

Wenden wir uns nun den Blütenpflanzen zu, insbesondere den Gymnospermen, so ändern sich die Grundbedingungen insofern, als hier nicht mehr die einzelnen männlichen Geschlechtszellen zu verbreiten sind, sondern die Pollenkörner, von denen wir schon wissen, daß sie den Sporen der höheren Kryptogamen gleichzusetzen sind, und daß sie mehrere Zellen einschließen, die nur zum Teil generativer Natur, also den Spermatozoiden vergleichbar sind. Das nächstliegende Verbreitungsmittel für die Pollenkörner sind natürlich die Luftströmungen. Diese verhältnismäßig unsichere Beförderungsart erfordert, daß ungeheuere Mengen von Blütenstaub erzeugt werden.

Bei den Angiospermen ist dadurch eine neue Schwierigkeit für die Befruchtung geschaffen, daß die Fruchtblätter die Samenanlagen nicht mehr frei den Luftströmungen zur Bestäubung darbieten, sondern daß sie zu einem Stempel verwachsen sind, der mit seiner Fruchtknotenwandung nun die Samenanlagen schützend umhüllt. Ein besonderes Aufnahmeorgan für die Pollenkörner wird dadurch notwendig, und so bilden sich am oberen Ende des Stempels besondere Flächen aus, die man als „Narben" bezeichnet, und welche nicht nur die Blütenstaubkörnchen festhalten, sondern auch zur Keimung veranlassen. Stellung, Größe, Zahl und Form der Narben ist sehr verschieden, vor allem auch mit Rücksicht auf die verschiedene Übertragung des Blütenstaubes: durch Luftströmungen oder durch Tiere (Insekten und Vögel). Stets aber ist wenigstens ein Teil der Narbenfläche so eingerichtet, daß die Pollenkörner festgehalten werden. Zu diesem Zwecke sieht man oft einzelne Zellen der Narben als sogenannte „Papillen" über die Narbenoberfläche hervorragen, so daß in den Zwischenräumen, die der Größe der Pollenkörner entsprechen, die Körnchen hängen bleiben. Dazu kommt dann vor allem eine gewisse Klebrigkeit der Narbenfläche. Von der Narbe ausgeschiedene Stoffe veranlassen die Pollenkörner zur Keimung, und nun durchwächst der Pollenschlauch das Narbengewebe, um in die Fruchtknotenhöhle einzudringen und die Samenanlage mit der Eizelle zu erreichen. In vielen Fällen findet man die Narbe oder die Narben auf stielartigen Trägern, sogenannten Griffeln angebracht, welche die Aufgabe haben, die Narbenflächen in die für die Bestäubung günstigste Lage zu bringen. Dann muß auch das innere Gewebe des Griffels, das zu diesem Zwecke locker ist oder gar einen Kanal besitzt, von dem Pollenschlauche durchwachsen werden.

In der Beschaffenheit des Pollens bestehen große Unterschiede, je nachdem er zur Verbreitung durch den Wind oder durch Tiere bestimmt ist. Bei den Windblütlern (viele Kätzchenträger, Gräser, Brennesseln, Hanf, Hopfen, Ampfer) besitzen die Pollenkörner eine glatte, nicht klebrige Oberfläche, so daß der Blütenstaub beim Verlassen der Staubbeutel leicht ausstäubt. Bei den Insektenblütlern

dagegen sind die Pollenkörner klebrig, haften also leicht aneinander und am Körper des die Blüte besuchenden Insekts. Gegen Wasser ist der Blütenstaub recht empfindlich; seine Körnchen platzen durch Wasseraufnahme und gehen zugrunde, während man sie in Zuckerlösungen von passendem Prozentsatz leicht zur Keimung bringen kann. Diese Empfindlichkeit gegen Wasser hat zu mancherlei Schutzeinrichtungen Anlaß gegeben. Es sei erinnert an die zahlreichen hängenden Blüten vom Typus der Glockenblume oder des Schneeglöckchens, ferner an die Verschlußeinrichtung der Blumenkrone beim Löwenmaul und seinen Verwandten oder an die schutzdachartig vorspringende Oberlippe der Lippenblütler, z. B. der Taubnessel, unter welcher die Staubbeutel geborgen sind. Sitzen die Staubbeutel tief unten in der Blumenkrone, so sind sie bisweilen durch einen Haarkranz gegen das Hinzutreten von Regentropfen geschützt. Viele Pflanzen, wie z. B. die Krokusarten, öffnen ihre Blüten nur bei Sonnenschein und schützen auf diese Weise ihren Pollen gegen Regen.

Mit der Bestäubung durch Vermittlung des Windes hängt bei unseren Bäumen und Sträuchern die Blütezeit und der Blütenbau eng zusammen. Die Blütenstände, vor allem die männlichen, sind im allgemeinen als „Kätzchen" ausgebildet, d. h. ährenförmig gestreckt und oft auch hängend und dadurch dem Winde gute Angriffsmöglichkeit gebend. Oft sind, wie bei Hasel, Erle und Birke, die männlichen Kätzchen schon den ganzen Winter über frei an den Zweigen sichtbar. Einige sonnige Tage des Vorfrühlings oder Frühlings genügen dann bisweilen (bei Hasel und Erle), um die Kätzchen zur Streckung und zum Aufblühen zu bringen, während gleichzeitig die Narben, beim Haselstrauch z. B. als rote Pinsel aus den die weiblichen Blüten enthaltenden Knospen hervorbrechend, sich zur Bestäubung bereithalten. Viele dieser Windblütler haben eine sehr frühe Blütezeit. Das hängt einerseits wohl damit zusammen, daß in späterer Jahreszeit den Pflanzen eine reiche Insektenwelt als Helferin zur Verfügung stand, und diese sichere Bestäubungsmethode sich der weniger sicheren Windbestäubung überlegen erwies. Andererseits hat die frühe Blütezeit es vielen dieser Gewächse ermöglicht, die Bestäubung bereits vor Ausbildung der Laubblätter zu erledigen. Darin aber liegt unbedingt ein Vorteil, denn eine Baumkrone, welche bereits Laubblätter von nennenswerter Größe entwickelt hat, würde dadurch die Bestäubung ihrer weiblichen Blüten erheblich erschweren, und es würden noch weit größere Blütenstaubmengen erzeugt werden müssen, als ohnehin schon von den Windblütlern hervorgebracht werden, um die Bestäubung einigermaßen zu sichern. Man braucht ja nur einmal zu beobachten, welche großen Mengen von Pollen ein einziges frisch erblühtes Hasel- oder Erlenkätzchen hervorbringt, um sich eine Vorstellung von der gesamten Pollenerzeugung eines Windblütlers zu machen.

Im Anschluß an die Übertragung des Blütenstaubes durch den Wind sei die in einigen wenigen Fällen benutzte Hilfe des Wassers erwähnt. Sie kommt nur bei untergetaucht wachsenden Pflanzenarten vor. Beim Seegras (Zostera marina) z. B. entleeren die unter Wasser gebildeten Blüten ihren Pollen ins Wasser; sie vertrauen also die Bestäubung den Wasserströmungen an, was freilich nur deshalb möglich ist, weil das spezifische Gewicht der Pollenkörner gleich dem des Seewassers ist. Die meisten untergetaucht wachsenden Pflanzen blühen jedoch, wie z. B. die

Laichkräuter (Potamogeton) und die Wasserpest (Elodea) über Wasser und bedienen sich also der gewöhnlichen Übertragungsmittel. Besonders merkwürdig ist die am Grunde der oberitalienischen Seen wachsende Vallisneria spiralis. Die Stiele der weiblichen Blüten sind lang, aber spiralig gerollt; sie strecken sich kurz vor dem Öffnen der Blüte und heben die Blüte dann eben über die Wasseroberfläche. Die männlichen Blüten aber bilden keinen Stiel, sondern lösen sich als Knospen ab und steigen im Wasser in die Höhe. Sie blühen, an der Wasseroberfläche schwimmend, auf und werden nun vom Winde oder von Wasserströmungen umhergetrieben. Treffen sie mit weiblichen Blüten zusammen, so ist die Bestäubung dadurch begünstigt, daß die fein gefransten Narben wie auch die Staubbeutel nach außen gerichtet sind und in gleicher Höhe stehen.

Damit wollen wir unsere Betrachtungen über die Befruchtungsvermittlung bei den Pflanzen einstweilen abschließen. Es wird sich in einem späteren Abschnitte Gelegenheit finden, die Vermittlung der Bestäubung durch Tiere, insbesondere durch Insekten, die hier nur kurz berührt wurde, noch etwas genauer zu besprechen.

VI. Die Fortpflanzung im Tierreich.

A. Vegetative Vermehrung.

Trotz grundsätzlicher Übereinstimmung der Fortpflanzung bei Pflanzen und Tieren zeigen beide Organismenreiche doch so viele Besonderheiten im einzelnen, daß es sich empfahl, ihre Fortpflanzung getrennt zu besprechen. Gemeinsam ist zunächst das Auftreten geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, sowie das Ausgehen der letzteren entweder von einzelnen Zellen oder von ganzen Zellkomplexen. Wie bei den Pflanzen, wollen wir mit der letztgenannten Erscheinung, der vegetativen Vermehrung, unsere Betrachtungen beginnen.

Im Gegensatz zum Pflanzenreich beschränkt sich die vegetative Vermehrung der Tiere auf die niedersten Tierkreise, d. h. auf Tiergruppen mit geringer Differenzierung. Von den Weichtieren und Gliederfüßern aufwärts finden wir sie nirgends. Häufig ist sie nur bei Schwämmen, Pflanzentieren, Würmern und Manteltieren. Zwei Grundformen lassen sich unterscheiden: die Teilung und die Knospung, die wir uns beide zunächst an je einem Beispiele aus dem Kreise der Pflanzentiere veranschaulichen wollen. Durch Teilung entstehen z. B. die Scheibenquallen (Abb. 83). Ein polypenförmiges Wesen, mit dem einen Ende festsitzend, am anderen Ende kelchartig erweitert und mit Fangarmen versehen, erhält eine Anzahl paralleler Quereinschnürungen, die immer tiefer werden. Jeder Teil ist die Anlage einer Qualle. Zuerst löst sich die oberste Scheibe ab, um als junge Qualle davonzuschwimmen, dann die nächste und so fort, bis der Polyp sich vollständig in Quallen zerlegt hat. Im Gegensatz hierzu besteht die Knospung oder Sprossung, wie wir sie z. B. bei unseren Süßwasserpolypen (Hydra) finden, in der Bildung seitlicher Auswüchse am bestehenbleibenden Polypenkörper. Sobald dieser Auswuchs eine gewisse Ausbildung — Fangarme und Mundöffnung! — erreicht hat, schnürt er sich los, um sich anderswo wieder festzusetzen.

Abb. 83. Entwicklung der Ohrenqualle (Aurelia aurita). 1 freischwimmende Larve, 2 festsitzende Larve, in der Umwandlung zum Polypen (Scyphistoma) begriffen, 3 und 4 Scyphistoma-Polyp, 5—8 durch Querteilung zerfällt der Polyp in Quallen, 9 eine fortschwimmende junge Qualle.

Die Gattung Hydra ist dadurch bemerkenswert, daß es bei ihr gelingt, auch künstlich vegetative Vermehrung zu bewirken. Zerschneidet man, wie schon der Genfer Trembley in einer 1744 erschienenen berühmten Abhandlung schildert, einen Polypen der Quere oder der Länge nach, oder nach allen Richtungen hin in noch so viele Stücke, so vermag jeder dieser Teile sich zu einem neuen Polypen zu ergänzen. Spätere Untersuchungen haben gelehrt, daß nur die eine Bedingung bei diesen Versuchen gewahrt werden muß: es muß ein kleines Stückchen von jeder der beiden Zellschichten, aus denen sich der Polyp aufbaut (Ektoderm und Entoderm) in dem Teilstück vorhanden sein. Zellen des Ektoderms oder Entoderms für sich allein reichen dafür nicht aus.

Fragen wir uns nach den Gründen dieser erstaunlichen Teilbarkeit, die ihresgleichen nur im Pflanzenreiche findet, so werden wir sie in dem einfachen Bau dieser Tiere finden, sowie in der damit zusammenhängenden Fähigkeit der Bruchstücke, sich zu einem ganzen Organismus wieder zu ergänzen. Denn die Fähigkeit der Regeneration oder Selbstergänzung ist offenbar die Vorbedingung für die Teilbarkeit. Die vollkommenste Fähigkeit zur Regeneration hat die Eizelle. Aus ihr gehen durch fortgesetzte Teilung der Zellen schließlich alle Organe und alle Gewebe des Körpers hervor. Versuche an Seeigeleiern haben gezeigt, daß, wenn es gelingt, nach den ersten Teilungen des befruchteten Eies die Furchungszellen zu isolieren, sogar diese sich unter Umständen zu wohlgebauten, wenn auch kleineren Larven entwickeln, daß sie also noch alle Entwicklungsmöglichkeiten umfassen.

Regenerationsfähigkeit ist im Tierreich weit verbreitet, viel weiter als die vegetative Vermehrung, denn ganz fehlt die Regeneration nirgends. Sie kann es

ja auch nicht, denn jedes Verheilen einer Wunde ist ein Ausfluß dieses wichtigen Wachstumsvorganges. Und wie wollte man sich ein Tier ohne diese unbedingt notwendige Fähigkeit denken? Je tiefer wir im Tierreich abwärts gehen, desto auffälliger wird sie. Kann doch die Eidechse nicht nur einzelne Gewebe, wie bei der Heilung einer Hautwunde, regenerieren, sondern sogar den Schwanz, und ein Molch nicht nur den Schwanz, sondern auch die Beine, wenn auch nicht in ihrer ganzen Vollkommenheit. Auch Krebse ergänzen verlorene Beine und Fühler, Insekten wenigstens Fußglieder, im Puppenzustande auch Flügel. Ein Regenwurm, der in zwei Teile zerschnitten wird, ergänzt das Hinterende durch Ausbildung eines Kopfes, das Vorderende durch ein Schwanzstück und liefert damit zwei neue Würmer. Und Lumbriculus, ein anderer Ringelwurm, geht so weit, daß, als man ihn in 14 Stücke zerschnitt, jeder Teil Kopf und Schwanz hervorbrachte. Viel weiter noch gehen aber die in unseren Süßgewässern häufigen Strudelwürmer, die den Süßwasserpolypen in dieser Beziehung nichts nachgeben. Selbst Stücke von weniger als $^1/_{200}$ der Körpermasse sind imstande, einen neuen Wurm zu bilden. Merkwürdig war das Verhalten von Tieren, die man schräg angeschnitten hatte: an nach vorn geöffneten Rissen entstanden kleine Kopfenden, an den entgegengesetzt gerichteten dagegen Schwanzenden.

Es ist nun kein Zufall, daß gerade in den Tierkreisen mit stärkster Regenerationsfähigkeit auch die vegetative Fortpflanzung am häufigsten vorkommt. Bei den Würmern hat sie stets die Form der Teilung. Eines der merkwürdigsten Beispiele liefert der schon als Beispiel für künstliche Teilbarkeit erwähnte Süßwasser-Borstenwurm Lumbriculus, der die Fähigkeit hat, seinen Körper plötzlich in mehrere Stücke zu zerbrechen, worauf diese Stücke sich durch Bildung von Kopf und Schwanz wieder zu vollständigen Tieren ergänzen. Während Lumbriculus scheinbar ganz ohne Vorbereitung zur Teilung schreitet, geht bei anderen Würmern der Teilung eine Einschnürung voraus, und bei noch anderen erfolgt Regeneration, bevor die Trennung eintritt. Der letzte Fall ist bei vielen kleinen Ringelwürmern des Süßwassers verwirklicht, so z. B. bei den Naïden (Abb. 84). Wenn die Teilstücke vor ihrer Trennung schon wieder eine neue Teilung vorbereiten, so können sich geradezu kleine Ketten von Würmern bilden. Auch die Abschnürung der Glieder bei den Bandwürmern kann zu den Teilungsvorgängen gerechnet werden, wenn auch die Ergänzung zum vollständigen Individuum hier ausbleibt, und das losgelöste Glied praktisch nur noch den Wert eines Eiersackes besitzt. Die Bedeutung des Vorganges der Abschnürung liegt beim Bandwurm besonders klar zutage, sie dient der Verbreitung der Eier, ebenso wie die Bildung der zahlreichen sich ablösenden Quallen die Verbreitung der Geschlechtsprodukte als Ziel hat.

Abb. 84.
Fortpflanzung einer Naïde (Stylaria lacustris) durch Teilung. K neugebildeter Kopf mit Augen.

Eine sehr viel bedeutsamere Rolle als die Teilung spielt die Knospung, denn es gibt Tiergruppen, in denen die Vermehrung durch Knospung eine ganz regelmäßige, nur von wenigen Ausnahmen durchbrochene Erscheinung ist. Dahin gehören die Hydroidpolypen, d. h. alle Polypen vom Bauplane der Hydra (Tafel II), ferner die Schwämme, die Moostiere und die Salpen. Am häufigsten finden wir Knospung bei festsitzenden Tieren, und sehr häufig führt diese Vermehrungsweise, wenn nämlich die Abtrennung im Gegensatz zu dem Verhalten der Süßwasserpolypen, unterbleibt, zur Bildung von Tierstöcken (Taf. II). Auf diese Weise bildet die Knospung eine Ergänzung zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Denn aus den befruchteten Eiern entwickeln sich in der Regel frei schwimmende Larven, welche die Art über größere Gebiete verbreiten; die Tierstockbildung durch Knospung aber hat zur Folge, daß ein einmal besiedelter, vielleicht nahrungsreicher Anheftungsort nun auch voll ausgenutzt wird.

Die großartigste Entwicklung nach dieser Richtung weisen die Korallenpolypen (Anthozoen Taf. IV) auf, die sich von den Hydroidpolypen durch einen wesentlich höher entwickelten inneren Bau, vor allem durch radiäre Scheidewände, unterscheiden. Dem Laien bekannt sind besonders die größeren und einzeln lebenden Formen, die als Seerosen, Seeanemonen und Seenelken bezeichnet werden. Bei ihnen findet sich die Knospung noch nicht. Erst bei kleineren Verwandten dieser „Blumenpolypen", tritt sie auf und führt dann meistens zur Tierstockbildung. Ganz besonders entwickelt aber ist sie bei den Rindenkorallen, z. B. den Horn- und Edelkorallen, sowie den an der Bildung der Korallenriffe und Koralleninseln an erster Stelle beteiligten Steinkorallen. Durch verschiedenartige Knospung entstehen die mannigfaltigsten Tierstockformen, von massigen Formen mit annähernd gleich hoch angeordneten Polypen bis zu den baumartig verästelten Kolonien der bekannten Porenkorallen. Betrachtet man das von den Weichteilen befreite Kalkskelett solcher Korallenstöcke, so ist auch an ihm der Aufbau des Ganzen aus zahlreichen Einzeltieren in der Regel gut zu erkennen, da jedem Einzeltier eine besondere, oft rohrförmige Vertiefung des Skelettes entspricht, in der meistens strahlig angeordnete Kalkscheidewände zu erkennen sind.

Ein sehr merkwürdiger Fall von Knospung ist es, wenn ein Hydroidpolypenstock, nachdem er eine Zeitlang nur gleichartige Tiere (Polypen) hervorgebracht hat, plötzlich beginnt, an bestimmten Stellen Knospen zu bilden, aus denen freischwimmende Hydroidquallen werden (Taf. II). Wir haben die Erscheinung früher schon in anderem Zusammenhange erwähnt. Hier sei nur noch auf die Übereinstimmung mit der Bildung der Scheibenquallen hingewiesen. Der Hauptunterschied liegt darin, daß in der Scheibenquallenentwicklung der Polyp nicht zum Polypenstock wird, sondern schon als Einzelpolyp sich in Quallen zerteilt, aus deren Eiern dann wieder Polypen werden.

Auch der ebenfalls schon früher behandelten Röhrenquallen (Siphonophoren) (Taf. II) sei noch kurz gedacht. Sie bilden ein Beispiel für freischwimmende Tierstöcke, die sich stammesgeschichtlich aber wohl von festsitzenden Formen ableiten. Jedenfalls besteht auch die Entwicklung eines Siphonophorenstockes in einem verwickelten Knospungsprozeß, bei dem, wie schon in einem früheren Kapitel dargelegt wurde, zahlreiche, ganz verschieden ausgebildete Individuen entstehen, so daß das Ergebnis ein polymorpher Tierstock ist.

Korallen des Mittelmeers.

1. Antipathes larix (schwarze Hornkoralle). 2. Alcyonium palmatum (Lederkoralle). 3. Gorgonia verrucosa. 4. Dendrophyllia ramea. 5. Corallium rubrum (Edelkoralle). 6. Cladocora.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

B. Zytogene Fortpflanzung.

Wir wenden uns nun zu denjenigen Formen der Fortpflanzung, bei welchen der Ausgangspunkt eine einzige Zelle oder ein Paar solcher Zellen (Keimzellen) ist. Sie ist bei den Protozoen naturgemäß die einzige Art der Fortpflanzung und gliedert sich in eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zellteilung und Zellknospung oder durch Sporenbildung und in eine mit Kopulation oder Befruchtung verbundene geschlechtliche Fortpflanzung. Über die Zellteilung ist dem uns bisher Bekannten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Sie führt in der

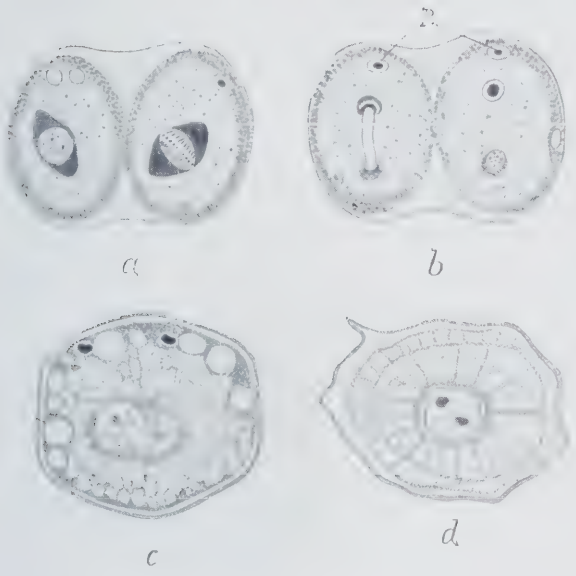


Abb. 85.

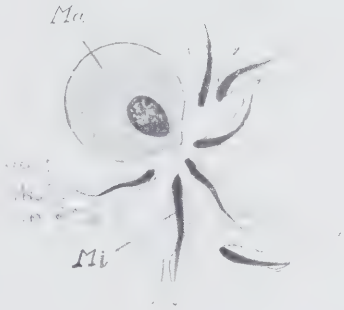


Abb. 86. Befruchtung bei einem „Sporentier" (Eimeria). Ma Makrogamet, Mi Mikrogamet.

Abb. 85. Kopulation beim Sonnentierchen (Actinosphaerium). a und b zwei Gameten, welche vor der Verschmelzung durch Kernteilung „Polkerne" (P) erzeugen, die zugrunde gehen; c und d die Verschmelzung (Kopulation) der Gameten (n. R. Hertwig).

Regel nach Teilung des Zellkernes in zwei Teilstücke auch zur Spaltung des Protoplasmas. Seltener kommt es vor, daß eine mehrfach wiederholte Teilung der Tochterkerne stattfindet, ohne daß sich der Zellkörper durchschnürt. So kann z. B. eine bekannte Amöbenart, Amoeba proteus, die sich für gewöhnlich durch einfache Zweiteilung vermehrt, vorübergehend vielkernig werden, um dann in ebenso viele kleine Amöben zu zerfallen, wie Kerne vorhanden sind. Von hier aus ist nur ein kleiner Schritt zur Sporenbildung, wie wir sie bei manchen parasitisch lebenden Protozoen, den Sporentierchen oder Sporozoen, in den Entwicklungsgang eingeschaltet finden. Sie führt dazu, daß sich die einzelne Zelle mit einer derben Membran, der Sporenwand, umgibt. Während im Pflanzenreiche die Sporenerzeugung weit verbreitet ist, und die niederen Pflanzen danach geradezu Sporenpflanzen genannt worden sind, ist sie im Tierreiche auf die Protozoen beschränkt. Auch Zellknospung, wie wir sie im Pflanzenreiche bei den Hefepilzen finden, ist bei

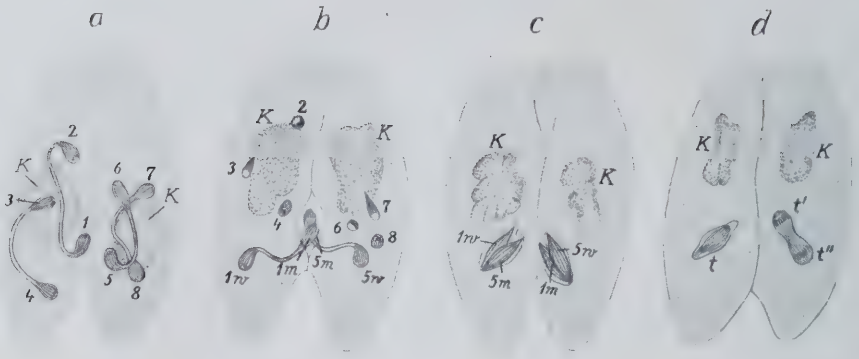


Abb. 87. Konjugation des Pantoffeltierchens (nach R. v. Hertwig)
K Hauptkern, zerfallend. 1—4 die vier Teilprodukte des Nebenkerns im linken Infusor, 5—8 im rechten. 2—4 und 6—8 gehen zugrunde.
1 und 5 teilen sich und tauschen (in b und c) eine Hälfte (m) aus. 1w und 5m verschmelzen zu t, ebenso 5w und 1m. Durch Teilung von t entstehen ein neuer Haupt- und Nebenkern.

den Urtieren beobachtet worden. So schnüren sich beispielsweise von dem Sonnentierchen Acanthocystis gelegentlich mehrere kleinere Individuen ab, um hinterher zur Normalgröße heranzuwachsen.

Wenn wir von geschlechtlicher Fortpflanzung bei den Protozoen sprechen, so will das besagen, daß in diesem Tierkreise Vorstufen der Befruchtung oder auch typische Befruchtungserscheinungen auftreten, an die sich dann wieder gewöhnliche Zellteilungen anschließen. Die uns von niederen Pflanzen her bekannte Kopulation finden wir bei Amöben, Sonnentierchen und Verwandten. Hier verschmelzen von Zeit zu Zeit zwei vollständig gleich erscheinende Individuen (Gameten) miteinander, weshalb man den Vorgang auch „Isogamie" im Gegensatz zur „Heterogamie" oder „Anisogamie" (= Befruchtung) genannt hat. Genauere Untersuchung hat das wichtige Ergebnis geliefert, daß die Kerne der beiden Gameten vor der Kopulation zwei Reifungsteilungen durchmachen, und daß die Polkerne (Richtungskörper) zugrunde gehen (Abb. 85). Offenbar haben wir es hier mit demselben Vorgang zu tun, wie wir ihn schon im vorigen Kapitel als Reduktion des Chromatins und der Chromosomenzahl kennenlernten. Nicht selten, besonders bei den parasitischen Sporozoen, wie z. B. bei den Erregern der Malaria, differenzieren sich die Gameten in Makrogameten und Mikrogameten (Abb. 86); erstere groß und unbeweglich oder wenig beweglich, letztere klein, zahlreich und durch Geißeln beweglich. Auch deren Entstehung ist mit Reduktionsvorgängen verknüpft, welche die Verschmelzung (Befruchtung) vorbereiten.

Ein ganz eigentümliches Verhalten, das man als Konjugation bezeichnet hat, zeigen die Wimperinfusorien (Abb. 87). Bei ihnen findet man, mit wenigen Ausnahmen, zwei Kernarten: erstens einen Großkern oder Makronukleus, zweitens einen ihm meistens angelagerten Kleinkern oder Mikronukleus, der aber auch durch mehrere Kerne vertreten sein kann. Nur am Kleinkern vollziehen sich nun die Befruchtungserscheinungen, was dazu geführt hat, ihn auch als „Geschlechtskern" im Gegensatz

zum „somatischen" Großkern (soma = Körper) zu bezeichnen. Schicken sich nun zwei Wimperinfusorien zur Konjugation an, so legen sie sich mit den Längsseiten aneinander, ohne aber völlig zu verschmelzen. Die Großkerne verfallen der Auflösung. Die Kleinkerne aber erfahren eine Teilung, an die sich sofort — ohne Ruhestadium — eine weitere Teilung ihrer Teilprodukte anschließt, ein Vorgang, der durchaus mit der uns schon aus dem botanischen Abschnitte bekannten Reifung der Geschlechtszellen bzw. ihrer Kerne übereinstimmt. Von den so in jedem Tiere entstandenen vier Kernen gehen jetzt drei zugrunde, nur je einer bleibt erhalten, und zwar derjenige, welcher der verbindenden Plasmabrücke zwischen den beiden Zellen am nächsten liegt. Dieser Kern teilt sich jetzt noch einmal in einen in dem betreffenden Tier verbleibenden Kern („stationären" Kern) und einen „Wanderkern", der in das andere Tier übertritt. Und nunmehr erfolgt der eigentlich wesentliche Vorgang, nämlich die Verschmelzung des stationären Kerns, den man dem Eikern vergleichen kann, mit dem zugewanderten Kern, der dann dem in das Ei eingedrungenen Samenkern entspricht. Das Verschmelzungsprodukt, das dem Kern der befruchteten Eizelle entspricht, unterscheidet sich von einem Kleinkern dadurch, daß er sich bei der nächsten Teilung in einen neuen Großkern und einen Kleinkern zerlegt, worauf die Trennung der beiden Tiere erfolgt. Hierin liegt ein weiterer Parallelismus zu den Verhältnissen bei vielzelligen Tieren, denn auch die befruchtete Eizelle läßt ja aus sich nicht nur Keimzellen, sondern auch Körperzellen („somatische" Zellen) entstehen. Solche Überlegungen haben, nebenbei bemerkt, zu der Auffassung geführt, daß wir es bei den Wimperinfusorien gar nicht mehr mit einzelligen Wesen im strengen Sinne zu tun haben, sondern daß sie den Vielzelligen nahestehen, und von diesen sich nur dadurch unterscheiden, daß die Plasmamassen der Körperzellen und Keimzellen sich nicht gesondert haben, oder vielleicht auch nachträglich durch einen Rückbildungsvorgang wieder verschmolzen sind. Wenn wir die Wimperinfusorien jedoch weiter als einzellige Wesen ansehen wollen, so sind sie doch zum mindesten die höchst entwickelten unter ihnen.

Der Konjugationsvorgang der Wimperinfusorien erfährt übrigens noch eine bemerkenswerte Abänderung bei gewissen koloniebildenden Glockentierchen (Carchesium). Hier teilen sich einzelne Tiere rasch mehrmals und liefern auf diese Weise sich loslösende, wesentlich kleinere Tiere, die wir als Mikrogameten bezeichnen können. Sie suchen ungeteilt gebliebene „Makrogameten" auf, um mit ihnen zu verschmelzen, wobei dieselben Kernveränderungen eintreten. Die Verschmelzung wird aber eine dauernde und vollständige, d. h. der Mikrogamet wird, abgesehen von einem kleinen Rest, der zugrunde geht, vom Makrogameten ganz aufgesogen. Dadurch erhält diese Konjugation Ähnlichkeit sowohl mit der Kopulation wie auch mit der Befruchtung, und gerade in dieser Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinungen erkennt man um so deutlicher das Wesentliche an ihnen, nämlich die Bildung einer Zelle, deren Kern aus Bestandteilen von zwei verschiedenen Zellindividuen zusammengesetzt ist.

C. Der Befruchtungsvorgang der Vielzelligen.

Wenn wir uns jetzt den vielzelligen Tieren oder Metazoen zuwenden, so müssen wir uns im vorliegenden zoologischen Abschnitte nun vor allem einmal etwas eingehender mit dem Befruchtungsvorgange beschäftigen, denn auf Grund von Beobachtungen am tierischen Objekt hat man die Frage nach dem Wesen der Befruchtung zum ersten Male klar entschieden. Vor allem wird ein Blick in die geschichtliche Entwicklung unserer Erkenntnis von Interesse sein. Von den beiden Zellarten, aus deren Verschmelzungsprodukt, wie wir heute wissen, sich der neue Organismus entwickelt, ist das Ei seiner Größe wegen am längsten bekannt. Aus ihm sah man bei allen eierlegenden Tieren das junge Tier entstehen, und in ihm dachte man sich das Tierchen bereits mit allen seinen Teilen vorgebildet. Die Entwicklung des Tieres aus dem Ei sah man also im wesentlichen als einen Wachstumsprozeß an, bei dem die im Ei vorhandenen Organanlagen sich nur zu vergrößern und weiter auszubilden hätten. Das ist die Lehre, die man später mit dem Schlagwort der Präformationslehre bezeichnet hat.

Daß das Ei, um sich zum Tiere umzubilden, eines besonderen Anstoßes durch den von männlichen Tieren erzeugten „Samen" (Sperma) bedürfe, ist zwar eine ebenfalls schon sehr früh erkannte Tatsache; aber worin diese Einwirkung bestehe, das mußte unklar bleiben, solange man nichts über die Beschaffenheit dieses Samens wußte. Da entdeckte im Jahre 1677 Anton van Leeuwenhoek, der uns schon als der Entdecker der einzelligen Organismen, des Kugeltierchens usw. bekannt ist, in der Samenflüssigkeit die sogenannten Samentierchen" (Spermatozoen), also Gebilde, die durch ihre Körperform und ihre Beweglichkeit scheinbar bedeutend mehr Anspruch darauf erheben konnten, für das junge Tier bzw. den werdenden Menschen angesehen zu werden. Was lag also näher, als jetzt die Lehre von der Präformation im Ei auf das Spermatozoon zu übertragen. Und so führte die wichtige Entdeckung Leeuwenhoeks zunächst auf einen Irrweg. Man hörte auf, das Tier im Ei vorgebildet zu denken; man stellte sich vielmehr vor, das Samentierchen schlüpfe in das Ei, um dort in den aufgehäuften Nährstoffvorräten das nötige Aufbaumaterial für seinen Körper zu suchen. Leeuwenhoek selbst bemühte sich, beim Froschei diesen Vorgang zu beobachten, freilich ohne Erfolg. Es kam jetzt eine Zeit des Kampfes zwischen den Vertretern der alten Ansicht von der grundlegenden Bedeutung des Eies, den „Ovisten", wie man sie nannte, und den „Animalkulisten", welche der neuen Ansicht huldigten. Erst die im Jahre 1762 durch das Studium der Fortpflanzung der Blattläuse von dem Genfer Naturforscher Bonnet festgestellte Tatsache, daß die Sommereier der Blattläuse sich ohne Befruchtung, d. h. bei völliger Abwesenheit von Männchen entwickeln, brachte eine vorläufige Entscheidung dieses Streites. Aber auch diese Entdeckung führte zunächst insofern auf einen Irrweg, als man nun mit den Samentierchen nichts Rechtes anzufangen wußte. Wohl war das Ei rehabilitiert und in seine Rechte wieder eingesetzt, die Samentierchen aber hielten von nun an manche Forscher für parasitische Wesen. Noch das berühmte Lehrbuch der Physiologie von Johannes Müller enthält 1840 den Satz: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen

des Tieres, in welchen sie vorkommen, sind, läßt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten." Die verbreitetste Ansicht war, daß das befruchtende Agens, das ja doch trotz der verblüffenden Entdeckung Bonnets sich für die Entwicklung des Eies im allgemeinen als notwendig erwies, die Flüssigkeit sei; und man stellte sich vor, daß diese durch die Eihaut in das Ei eindringe, um sich mit dem Eiinhalt zu vermischen und so einen chemischen Anstoß zur Entwicklung zu geben.

Sehen wir von Spallanzanis und Leuckarts Versuchen, dem Problem auch experimentell näher zu kommen, ab, so galt es nun vor allem, nach geeigneten Objekten zu suchen, an denen man mittels des Mikroskopes tiefer in den Vorgang eindringen konnte. Möglichst durchsichtige und kleine, der genauen mikroskopischen Untersuchung zugängliche Eier waren dafür erforderlich, und diese fand 1875 Oscar Hertwig in gewissen Seeigeleiern des Mittelmeeres. Gleichzeitig boten diese Eier die Möglichkeit, künstliche Befruchtung vorzunehmen, denn die Seeigel sind getrennten Geschlechts, man kann die reifen Eier dem Eierstock des Weibchens entnehmen, und man kann sie in Seewasser mit dem einem Männchen entnommenen Samen vermischen. Der Beobachter hat es also in der Hand, den Befruchtungsvorgang zu einem bestimmten Zeitpunkt einzuleiten, und er vermag ihn nach Bedarf zu wiederholen. Etwas später hat man für die gleichen Studien die Eier von gewissen Rundwürmern, besonders vom Pferdespulwurm, mit Erfolg verwendet, und bis in die neueste Zeit sind die Seeigeleier und die Spulwurmeier die klassischen Objekte zur Nachuntersuchung der Befruchtung geblieben.

Die Untersuchung der Seeigeleier geschieht in der Weise, daß man einen Tropfen Seewasser mit Eiern und einen zweiten mit Samenfäden auf einem Objektträger mischt, dann mit einem Deckgläschen bedeckt und bei starker Vergrößerung untersucht. Man sieht dann (Abb. 88), daß die Samenfäden sich um die — übrigens ganz membranlosen — Eier herum ansammeln, sich auf ihrer Oberfläche festsetzen und mit den Geißeln peitschende Bewegungen ausführen. Zur Ausführung der Befruchtung gelangt jedoch im allgemeinen nur dasjenige Spermatozoon, das sich zuerst dem Ei genähert hat. Wo sein den Zellkern enthaltender „Kopf" mit seiner Spitze das Ei berührt, bildet das Protoplasma nun einen kleinen Höcker, den „Empfängnishügel", und hier bohrt sich der Samenfaden schnell in das Ei ein. Fast gleichzeitig aber scheidet das Ei eine feine Membran, die Dotterhaut, ab, durch welche das Eindringen weiterer Samenfäden verhindert wird, so daß die normale Befruchtung stets in dem Eindringen eines einzigen Spermatozoons besteht.

Nur wenige Minuten dauern die bisher beschriebenen Vorgänge, an die sich nun der „innere Befruchtungsakt", wie ihn Oscar Hertwig genannt hat, anschließt. Das in das Ei eingedrungene Spermatozoon hat ein hinter dem Kopf gelegenes Zentrosom (man vergleiche die Schilderung der Kernteilung im 1. Kapitel) mit in das Ei eingeführt, und nun beginnt der Kopf sich um 180° zu drehen, so daß das Zentrosom jetzt dem Eikern zugewendet ist. Gleichzeitig hat sich im Protoplasma eine vom Zentrosom ausgehende Strahlungsfigur gebildet, der Kopf nimmt durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Dotter an Größe zu und wandelt sich in einen bläschenartigen „Samenkern" um. Etwa 5 Minuten nach Einleitung der Befruchtung beginnen nun beide Kerne sich zueinander hin zu bewegen, der Samenkern schneller, der weder ein Zentrosom noch eine Strahlungsfigur besitzende Eikern langsamer.

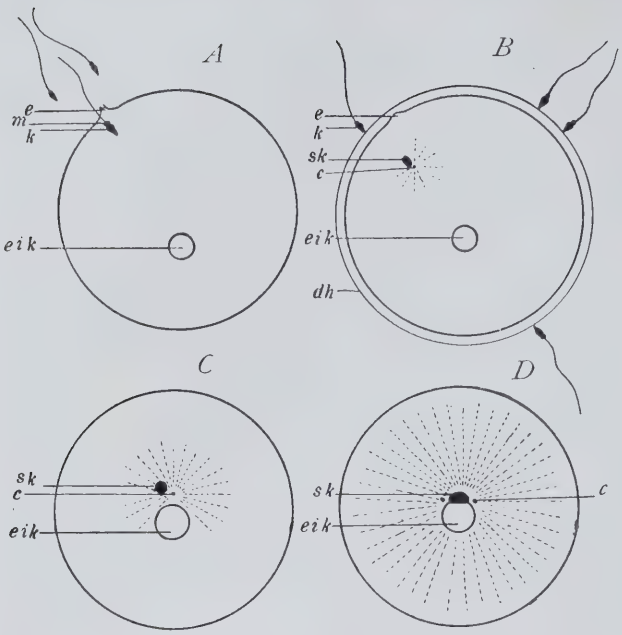


Abb. 88. Befruchtung des Seeigeleies (nach O. Hertwig). e Empfängnishügel, m Mittelstück, k Kopf des Samenfadens, sk Samenkern, c Zentrosom, eik Eikern, dh Dotterhaut.

Nach weiteren 10 Minuten treffen beide Kerne zusammen, legen sich, einander abplattend, aneinander, um schließlich vollständig zu verschmelzen. Der so entstandene „Furchungskern" hat damit die Fähigkeit zur sofortigen Teilung erlangt, was dann auch durch Teilung des bisher einheitlichen Zentrosoms in zwei Zentrosomen eingeleitet wird. Auf den nun beginnenden „Furchungsprozeß" des Eies einzugehen, ist aber hier nicht der Ort.

Daß die Befruchtung normalerweise in dem Eindringen eines einzigen Spermatozoons besteht, läßt sich vortrefflich erhärten durch künstliche Herbeiführung des Gegenteils, also von Überbefruchtung. Durch Einwirkung kleiner Mengen von Stoffen, wie Chloralhydrat, Kokain, Morphin auf die Seeigeleier kann man diese nämlich in wenigen Minuten narkotisieren. Bringt man sie dann in frischem Seewasser mit normalen Samenfäden zusammen, so dringen mehrere Spermatozoen in das Ei ein, das jetzt mehrere Empfängnishügel an verschiedenen Stellen bildet. Ermöglicht wird das durch die infolge der Narkose verspätete Bildung der Dotterhaut. Solche überbefruchteten Eier furchen sich ebenfalls, entwickeln sich also eine Zeitlang. Aber die Zellbildung ist eine unregelmäßige und gestörte, und die abnormen Furchungsprodukte gehen bald zugrunde. Damit aber ist die einfache Befruchtung mit Sicherheit als der normale Vorgang erwiesen.

Was die Beobachtungen am Seeigelei gelehrt haben, ist seitdem an zahlreichen anderen Tieren, bei Pflanzentieren, Würmern, Weichtieren, Gliederfüßern, Manteltieren, beim Amphioxus, bei Fischen, Amphibien, Mäusen usw. bestätigt worden. Man darf darum sagen, daß es sich um allgemeingültige Erscheinungen handelt, und darf schließen, daß auch in solchen Fällen, in denen der Vorgang unserem Auge unzugänglich ist, wie z. B. beim Menschen, er in gleicher Weise verläuft. Oscar Hertwig hat das Ergebnis dieser von ihm in so glänzender Weise eröffneten Forschungen folgendermaßen zusammengefaßt: „Die Befruchtung hat zur Aufgabe, die Vereinigung zweier Zellen herbeizuführen, die von einem weiblichen und einem männlichen Individuum der gleichen Art abstammen und in ihrer Verbindung die Anlage für ein neues Geschöpf liefern, das Eigenschaften von beiden Er-

zeugern darbietet. Der wichtigste Vorgang bei der Zellverschmelzung ist aber offenbar die Vereinigung, oder um einen Ausdruck von Weismann zu gebrauchen, die Amphimixis von Ei- und Samenkern. Zur Erfüllung dieser Aufgabe sind die beiderlei Geschlechtszellen während ihrer Entstehung in den weiblichen und männlichen Keimdrüsen in verschiedener Weise gleichsam vorbereitet und nach dem Gesetz der Arbeitsteilung in entgegengesetzter Richtung differenziert worden. Die Eizelle ist mit einer großen Masse von Nährmaterial beladen worden, durch welches allein ein rascher Ablauf der ersten Entwicklungsprozesse ermöglicht wird; sie ist daher groß und unbeweglich geworden. Damit aber unter diesen Umständen eine Befruchtung noch zustande kommen kann, mußte die männliche Zelle klein und beweglich und zum Eindringen in das kuglige Ei geeignet werden. Die so grundverschiedene Beschaffenheit der weiblichen und der männlichen Keimzellen findet so ihre einfache Erklärung aus der entgegengesetzten Natur der Aufgaben, die sie als die Grundlagen eines auf geschlechtlicher Zeugung beruhenden Entwicklungsprozesses übernommen haben."

D. Die Ausbildung der Geschlechter.

Nachdem wir den grundlegenden Vorgang der geschlechtlichen Fortpflanzung, die Befruchtung, kennengelernt haben, bleibt zunächst die Verteilung der beiden Keimzellenarten auf die tierischen Individuen zu erörtern. Da ist ja nun, ganz im Gegensatze zum Pflanzenreich, die eingeschlechtige Ausbildung die Regel, und vor allem bei der von uns an die Spitze des Systems gestellten Tiergruppe, den Wirbeltieren, fehlt der zweigeschlechtige Typus, das Zwittertum (Hermaphroditismus), fast ganz, während gerade die höheren Pflanzen der Hauptsache nach Zwitter sind. Die Organe, in denen die Keimzellen entstehen, sind: die Ovarien oder Eierstöcke und die Hoden als Erzeuger der Spermatozoen. Man faßt sie unter dem Namen Geschlechtsdrüsen oder Keimdrüsen zusammen, weil der mikroskopische Bau den älteren Untersuchern dieser Organe durchaus drüsenähnlich erschien. Die neueren Erfahrungen bezüglich ihrer Abscheidungsprodukte haben gezeigt, daß der Name auch heute noch seine Berechtigung hat.

Auf den wechselnden Bau der Keimdrüsen in den verschiedenen Tiergruppen einzugehen, liegt nicht im Plane dieses Werkes, das nur die großen Zusammenhänge darstellen will. Auch die Nebenapparate, wie die Ausführungsgänge der Drüsen, Einrichtungen zur Aufnahme der „Frucht" bei Lebendiggebärenden, ferner Anhangsdrüsen, sowie die etwaigen Kopulationsorgane können hier nur kurz angedeutet werden. Sie werden als sekundärer Geschlechtsapparat dem primären, den Keimdrüsen selbst, gegenübergestellt. Dagegen sei auf die sekundären Geschlechtsmerkmale im weiteren Sinne noch etwas eingegangen. Bekanntlich bestehen schon bei manchen wirbellosen Tieren auffallende äußere Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern, Unterschiede, die in engstem Zusammenhange mit den Keimdrüsen stehen. Sehr oft ist das Männchen größer als das Weibchen, eine offenbare Anpassung an seine Aufgaben, denn nicht nur hat es oft das Weibchen zu erkämpfen oder zu bewältigen, sondern nicht selten fällt ihm auch die Verteidigung

der Nachkommenschaft zu. Dazu kommen oft ganz erhebliche Größenunterschiede einzelner Organe, man denke an die geweihartig vergrößerten Oberkiefer des männlichen Hirschkäfers oder an die stärker entwickelten Geruchsorgane („Fühler") bei vielen männlichen Insekten (Maikäfer, Bockkäfer, Spinner). Ja, ganz besondere Organe, die nicht in räumlichem, unmittelbarem Zusammenhange mit den Keimdrüsen stehen, können sich ausbilden. Hierher gehören die Milchdrüsen der weiblichen Säugetiere, die sich dann freilich durch Vererbung auf die männlichen Tiere als rückgebildete Organe übertragen haben, ferner die Geweihe der männlichen Hirsche oder die Stimmapparate gewisser männlicher Insekten. Allgemein bekannt sind auch die Färbungsunterschiede zwischen beiden Geschlechtern, vor allem die sogenannten Schmuckfarben der Männchen, die Schmuckfedern vieler Vogelmännchen, eine Unzahl von auffallenden und zum Teil berückend schönen Erscheinungen, auf die sich die Darwinsche Lehre von der geschlechtlichen Zuchtwahl bezieht. Dazu kommen schließlich Unterschiede, die schon gar nicht mehr körperlich, d. h. durch Größen-, Form- oder Farbenunterschiede faßbar sind, wie die Unterschiede im „Temperament" bei Männchen und Weibchen, sowie die Werbungsinstinkte der Männchen. Auch auf diesem Gebiete müssen wir uns mit Andeutungen begnügen, denn es kommt uns im Grunde nicht auf diese Einzelheiten, sondern auf eine wesentlich allgemeinere Frage an, nämlich auf den kausalen Zusammenhang zwischen dem primären Geschlechtsapparat und den sekundären Merkmalen. Daß ein Zusammenhang besteht, geht ja schon aus der uralten Erfahrung hervor, daß Individuen, welche ihre Keimdrüsen eingebüßt haben, weitgehende körperliche und seelische Veränderungen zeigen. Die Eunuchen mit ihren ans Weibliche bzw. Kindliche erinnernden Merkmalen — wie z. B.: die hohe Stimme — sind ein naheliegendes Beispiel. Dennoch beweist diese Beobachtung noch nicht, daß eine unmittelbare Abhängigkeit der sekundären Merkmale von der Keimdrüse besteht. Die Verhältnisse könnten sehr wohl auch so liegen, daß beides, die Geschlechtsdrüse und die sogenannten sekundären Merkmale, noch wieder aus dritter Ursache abzuleiten wäre, letzten Endes aus bestimmten Anlagen des befruchteten Eies.

Die hiermit aufgeworfene Frage ist in neuerer Zeit sehr genau experimentell untersucht worden, merkwürdigerweise bei Wirbellosen (Insekten) und Wirbeltieren mit verschiedenem Ergebnis. So hat man aus Raupen solcher Schmetterlinge, die sich durch einen auffälligen Geschlechtsdimorphismus auszeichnen, die Anlagen der Keimdrüsen operativ entfernt, also vor Ausbildung der sekundären Merkmale, wie z. B. Flügelfärbung. Es machte sich aber keine Wirkung der Kastration bemerkbar. Auch als man weiter ging und in den Raupen durch „Transplantation" weibliche Organe durch männliche ersetzte und umgekehrt, ergab sich keine Abänderung der sekundären Merkmale. Aus diesen und anderen Versuchsergebnissen muß man also schließen, daß bei den untersuchten wirbellosen Tieren diese Merkmale nicht unmittelbar von der Keimdrüse abhängen, sondern daß, wie schon vorhin als möglich hingestellt wurde, primäre und sekundäre Merkmale noch wieder durch andere (dritte) Faktoren bedingt sind, oder, um es anders auszudrücken, daß die Ausbildung der sekundären Merkmale schon sehr frühzeitig, lange vor dem Sichtbarwerden dieser Merkmale, vorbereitet ist, und daß alsdann die Keimdrüse machtlos gegenüber den schon festgelegten Entwicklungstendenzen ist.

Andere Ergebnisse haben die Versuche mit Wirbeltieren gezeitigt. Wenn man Froschmännchen doppelseitig oder einseitig kastrierte (Versuche von Nußbaum und anderen), so gingen trotz guter Fütterung die Brunstmerkmale — Schwellung der Samenblasen, Vergrößerung von Daumen und Vorderarmmuskeln — mehr oder weniger zurück. Ließ man kleine Reste der männlichen Keimdrüsen im Körper des zu operierenden Tieres zurück, so regenerierten sich diese, und die Neubildung von Hodengewebe führte auch zu einer Ausbildung der Brunstmerkmale. Auch wenn man kleine Hodenstücke in den kastrierten Körper verpflanzte oder auch nur zerquetschte Hodensubstanz in die Lymphsäcke injizierte, trat die gleiche Wirkung ein. Aus den letzteren Versuchen ergibt sich insofern noch eine weitere Folgerung, als sich zeigt, daß Hodensubstanz (und in ähnlicher Weise auch Ovariensubstanz) selbst dann noch ihre Wirkung ausübt, wenn sie an ganz abnormer Stelle, ohne jeden normalen Zusammenhang mit anderen Organen, in den Körper verpflanzt wird. Das führt auf den Gedanken, daß möglicherweise die chemische Wirkung der Keimdrüsensubstanz das Wesentliche dabei ist.

Damit berühren wir die heute auf medizinisch-biologischem Gebiete eine so wichtige Rolle spielende Lehre von den Hormonen. Unter einem Hormon versteht man eine von einem Organ abgesonderte Substanz, die nicht nach außen oder in die Darmhöhle ausgeschieden wird, sondern in das Blutgefäßsystem übertritt („innere Sekretion" im Gegensatz zur Sekretion nach außen) und mit dem Blutkreislauf in sämtliche Organe gelangt. Hier oder in einem Teil dieser Organe bringt dann das Hormon bestimmte Wirkungen hervor. Sein Fehlen aber hat abnorme Entwicklungserscheinungen zur Folge. Am bekanntesten ist wohl die Bedeutung der Schilddrüse für die normale Entwicklung und das Wohlbefinden ihres Trägers. Auch die Bedeutung der Bauchspeicheldrüse oder des Pankreas für den normalen Zuckerstoffwechsel unseres Körpers ist neuerdings bekannter geworden (vgl. S. 71). Es unterliegt nun heute gar keinem Zweifel mehr, daß derartige „chemische Sendboten" (Hormone) auch bei der Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale unter dem Einflusse der Keimdrüsen wesentlich sind. Neuere Versuche mit Ratten und Meerschweinchen haben das noch besonders schlagend bewiesen. So hat Steinach einige Wochen alte Männchen von Meerschweinchen kastriert und ihnen an abnormer Stelle, z. B. unter der Haut, Ovarien eingepflanzt. Das Ergebnis war, daß die männlichen Merkmale zurückgingen, die weiblichen aber (Milchdrüsen!) sich weiter entwickelten. Wurden umgekehrt einem weiblichen kastrierten Tiere in früher Jugend Hoden eingepflanzt, so glich das Tier später in bezug auf Behaarung, Skelettentwicklung usw. durchaus einem Männchen. Selbst ein ausgeprägt männlicher Sexualtrieb war zu beobachten.

Auf Grund solcher Versuchsergebnisse ist bei Wirbeltieren die kausale Bedeutung der Keimdrüsen für die sekundären Geschlechtsmerkmale als sichergestellt anzusehen. Auch für die wirbellosen Tiere sind wohl sicher Hormone als bestimmende Faktoren anzunehmen; doch wäre es denkbar, daß sie nicht allein von den Keimdrüsen gebildet werden, und daß sich dadurch der Unterschied im Ergebnis der Experimente erklärt. Zur Vervollständigung des Bildes von den vorliegenden Tatsachen seien nun aber noch einige, nicht auf Versuchen begründete Beobachtungen erwähnt. Eine dieser Beobachtungsreihen betrifft das Hirsch-

geweih, das ja bekanntlich im allgemeinen nur dem männlichen Hirsch zukommt. Nun hat Körig mehrfach Weibchen mit einseitigem oder beiderseitigem Geweih beobachtet, und dann meistens eine Erkrankung einer oder beider Keimdrüsen festgestellt. Bei Hirschen mit zwittrigen Keimdrüsen finden sich stets Geweihe. — Ein anderes Beispiel der letzteren Art lieferten gewisse Schmetterlinge, welche abnormerweise auf der einen Körperseite einen Eierstock, auf der anderen einen Hoden besaßen. Die Flügel zeigten dann auf der Seite des Hodens die Merkmale des Männchens, auf der des Eierstocks dagegen die weibliche Ausbildung von Färbung und Zeichnung.

E. Zwittertum, Selbstbefruchtung und Fremdbefruchtung.

Die bisherigen Betrachtungen bezogen sich auf eingeschlechtige Individuen. Es bleibt uns nun noch übrig, sie durch einen Blick auf das Zwittertum im Tierreich zu ergänzen. Da wir Zwitter (Hermaphroditen) fast nur in gewissen wirbellosen Tiergruppen antreffen, liegt die Annahme nahe, daß die Getrenntgeschlechtigkeit (der „Gonochorismus") sich aus dem Hermaphroditismus entwickelt hat. Doch liegen auch Beobachtungen vor, welche zu dem entgegengesetzten Schlusse führen. Beide Ausbildungsformen können sich übrigens innerhalb eines und desselben Tierkreises finden. So ist es bei den Mollusken. Unter ihnen sind die Tintenfische, die Vorderkiemer (Prosobranchier) und die Kielschnecken (Heteropoden) getrenntgeschlechtig, während im übrigen das Zwittertum herrscht. Auch im letzteren Falle bestehen aber noch große Unterschiede. So kann entweder eine und dieselbe Keimdrüse beiderlei Keimzellen erzeugen (Zwitterdrüse) oder es sind männliche und weibliche Drüsen getrennt vorhanden. Im Falle der Zwitterdrüse kann die Ei- und Samenbildung sogar innerhalb derselben Drüsenläppchen erfolgen, während in anderen Fällen wenigstens eine Differenzierung der Läppchen in „männlich" und „weiblich" eingetreten ist. Auch bei den Würmern weisen verhältnismäßig nahe miteinander verwandte Gruppen oft entgegengesetztes Verhalten in der Verteilung der Keimdrüsen auf. So sind unter den Ringelwürmern die vielborstigen (Polychäten) getrenntgeschlechtig, die wenigborstigen (Oligochäten), wie z. B. die Regenwürmer, dagegen Zwitter, ebenso die Egel. Auch die meisten Plattwürmer sind zweigeschlechtig, während bei den Rundwürmern das Zwittertum nur vereinzelt auftritt. Bei den Stachelhäutern (Echinodermen) herrscht im allgemeinen die Eingeschlechtigkeit, nur wenige Arten sind Zwitter, unter den Schwämmen und Pflanzentieren (Zölenteraten) ist dagegen der Hermaphroditismus wieder häufiger (Rippenquallen, einzelne Korallentiere, Hydra). Die Stämme der Gliederfüßer und der Wirbeltiere endlich umfassen kaum noch Zwitter; die Rankenfüßer unter den Krebsen, ferner einige Knochenfische und die Schleimfische (Myxine) machen eine Ausnahme von dieser Regel.

Angesichts der weiten Verbreitung des Hermaphroditismus im Tierreich erhebt sich die Frage, ob denn nun auch die Selbstbefruchtung bei solchen Zwittern eine häufige Erscheinung ist. Daß Selbstbefruchtung vorkommt, ist außer Zweifel. Gewisse Seescheiden (Aszidien), sowie parasitisch lebende Würmer können als Beispiele angeführt werden. Bei Bandwürmern z. B. kopulieren gelegentlich die

einzelnen Glieder (Proglottiden) desselben Wurmes miteinander. Andererseits hat man Weinbergschnecken jahrelang einzeln in Gefangenschaft gehalten und niemals befruchtete Eier beobachtet. Tatsächlich fehlt es nicht an Einrichtungen zur Verhinderung der Selbstbefruchtung. So können die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates so eingerichtet sein, daß Eier und Samenzellen sich entweder nicht begegnen oder nicht gleichzeitig ausgestoßen werden. Oder die Eier setzen aus bis jetzt noch nicht ganz aufgeklärten Gründen dem Eindringen der Samenfäden desselben Individuums Widerstand entgegen. Entsprechend den Verhältnissen im Pflanzenreiche kommt es sodann häufig vor, daß die Keimzellen zu verschiedener Zeit reifen. In der Regel eilen die männlichen Keimdrüsen den weiblichen in der Reifung ihrer Keimzellen voran, so bei manchen Schwämmen (z. B. dem Süßwasserschwamm), bei vielen Würmern, manchen Weichtieren, sowie einigen Krebsen und Fischen. Das Umgekehrte ist bei gewissen Strudelwürmern und vielen Lungenschnecken der Fall. In solchen Fällen ist ein Individuum zuerst als Männchen, dann als Weibchen — oder umgekehrt — tätig. Aber auch darin ist ein Parallelismus zum Pflanzenreiche zu finden, daß einzelne Tierarten zuerst als Männchen, dann als Zwitter und schließlich als Weibchen fungieren.

Nehmen wir zu den bekannt gewordenen positiven Beweisen für die Verhinderung der Selbstbefruchtung bei Zwittern noch die Tatsache, daß die überwiegende Masse der Tiere getrenntgeschlechtig ist, so kommen wir zu dem Schlusse, daß die Natur im Tierreiche noch mehr als im Pflanzenreiche auf Fremdbefruchtung hinarbeitet.

F. Der Ort der Befruchtung und die Mittel zur Sicherung der Befruchtung und Entwicklung.

Bei Wassertieren ist die Entleerung der Keimzellen in das Wasser und die hier stattfindende Befruchtung weit verbreitet, und wir dürfen hierin wohl den ursprünglichsten Fall sehen, entsprechend der Auffassung, daß das Tierleben des Landes seinen Ursprung im Wasser genommen hat. Das Zusammentreffen der weiblichen und männlichen Keimzellen wird dann oft dadurch begünstigt, daß zur Zeit der Geschlechtsreife die beiden Geschlechter sich am gleichen Orte zusammenfinden, z. B. bei Seesternen und Fischen.

Manche Wassertiere, selbst sehr tiefstehende Formen, sind im Gegensatz zu dem soeben geschilderten Verhalten dazu übergegangen, die Eier im eigenen Körper befruchten zu lassen, eine Einrichtung, die ja vor allem bei den Hermaphroditen sehr nahe liegt. So verhalten sich z. B. die Schwämme, bei denen nicht nur die Befruchtung am Entstehungsort der Keimzellen, im mittleren Keimblatt, stattfindet, sondern auch die Embryonalentwicklung bis zur Bildung der den mütterlichen Körper verlassenden Flimmerlarven. Auch bei den Süßwasserpolypen, wo von einer Differenzierung besonderer Keimdrüsen ebensowenig die Rede ist wie bei den Schwämmen, werden die Eizellen dort befruchtet, wo sie entstehen, nämlich im Ektoderm, und sie werden auch erst nach Beendigung der Furchung und Keimblattbildung ausgestoßen. In solchen Erscheinungen haben wir es mit den Anfängen einer Brutpflege zu tun, wie sie im Tierreich zu so bedeutender Höhe entwickelt ist.

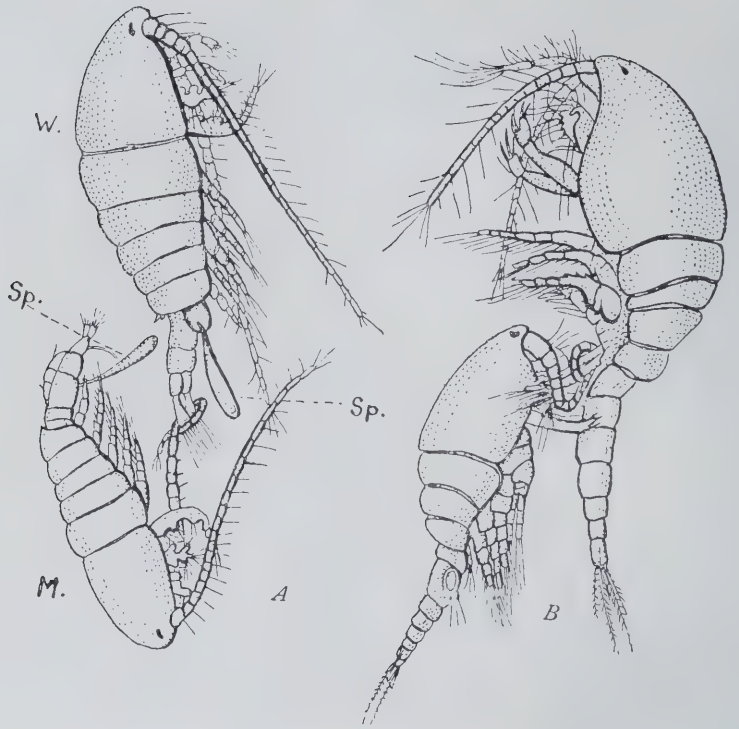


Abb. 89. Kopulationsstellungen bei Hüpferlingen.
M Männchen, W Weibchen, Sp Spermatophor. A Diaptomus gracilis.
B Cyclops fuscus.

Während es sich in den letztgenannten Fällen wesentlich um eine Sicherung der frühesten Entwicklungsstadien handelt, wollen wir nun die mannigfaltigen Mittel zur Sicherung der Befruchtung betrachten, die im Extrem darauf hinauslaufen, die Befruchtung ins Innere des weiblichen Körpers zu verlegen. Alle hierher gehörigen Methoden haben das gemeinsam, daß das Männchen sich dem Weibchen nähert, und daß es in der Regel zu einer vorübergehenden körperlichen Vereinigung beider Geschlechter, der Begattung, kommt. Innere Befruchtung braucht damit noch nicht verbunden zu sein, wie uns das Beispiel unserer Frösche lehrt, deren Begattungsstellung wesentlich darin ihren Sinn findet, daß das Männchen in die Lage versetzt wird, den Moment der Eiablage zu benutzen, um die Eier mit Samenflüssigkeit zu überschütten.

An dieses Beispiel reihen sich zweckmäßigerweise die Fälle, in denen das Sperma mittels besonderer kleiner Behälter, der sogenannten „Spermatophoren", auf das Weibchen übertragen wird. Unsere Spaltfußkrebse (Kopepoden) bieten Beispiele dafür. Bei Diaptomus (Abb. 89) z. B. umklammert das Männchen mit seiner rechten, zum Greiforgan umgewandelten Antenne das Hinterleibsende eines Weibchens und klebt das aus der männlichen Geschlechtsöffnung austretende Spermatophor mittels eines Greiffußes an die weibliche Geschlechtsöffnung an.

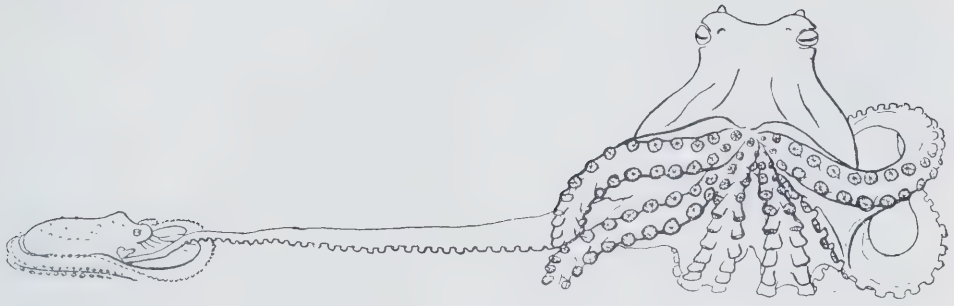


Abb. 90. Kopulationsstellung bei Octopus vulgaris. Rechts das Männchen. (Nach Godlewski.)

Auch die Tintenfische besitzen Spermatophoren. Ein umgewandelter Fangarm des Männchens überträgt das Spermatophor in die Mantelhöhle des in einiger Entfernung sitzenden Weibchens (Abb. 90), eine Begattungsstellung, die, wie Beobachtungen in Aquarien lehrten, länger als eine Stunde dauern kann. Das Spermatophor platzt infolge von Wasseraufnahme und ergießt das Sperma in die Mantelhöhle des Weibchens, wo die Eier befruchtet werden, sobald sie den Eileiter verlassen. Bei dem Papiernautilus (Argonauta argo) und Verwandten löst sich dieser Fangarm sogar ab, schwimmt wie ein selbständiges Tier eine Weile umher, um schließlich in die Mantelhöhle eines Weibchens einzudringen, wo man bis zu vier solcher Arme gefunden hat. Als man den Zusammenhang noch nicht kannte, hat man den losgelösten Arm für ein besonderes Tier gehalten und mit dem Namen „Hectocotylus" belegt.

Bei den Spinnen fehlen Spermatophoren. Beim Männchen erfährt aber das Endglied der Kiefertaster eine merkwürdige Umwandlung zum Begattungsorgan. Ein blasenförmiger Anhang desselben wird an der Mündung des Samenleiters mit Samen gefüllt und überträgt diesen in die weibliche Geschlechtsöffnung.

Mit unserem letzten Beispiel sind wir bereits auf den im Tierreiche am meisten verbreiteten Fall gestoßen, daß das Sperma in den weiblichen Geschlechtsapparat übertragen wird. Knüpfen wir noch einmal an die geschilderten Begattungsverhältnisse der Frösche an, so können wir uns leicht einen Fortschritt in der Richtung angebahnt denken, daß das Männchen den Samen nicht erst bei der Eiablage ausstößt, sondern schon vorher dem weiblichen Tiere einverleibt. In der Tat findet ja auch — es sei nur an den Feuersalamander erinnert — eine Begattung dieser Art bei manchen Amphibien statt. Ein besonderes Begattungsorgan ist dabei, wie die Vögel beweisen, nicht unbedingt nötig. Bei den meisten Vögeln nämlich wird der Übertritt des Samens in der Regel einfach dadurch ermöglicht, daß die Geschlechtsöffnungen aufeinander gepreßt werden. Der häufigste Fall aber besteht doch schließlich darin, daß der männliche Geschlechtsapparat ein Begattungsorgan ausbildet. Bei den Säugetieren, den Reptilien, den Insekten und vielen anderen Tieren ist dies verwirklicht, und zwar in einer solchen Mannigfaltigkeit, daß auf eine Schilderung von Einzelheiten hier verzichtet werden muß.

Die innere Befruchtung ist sehr häufig mit einer weiteren Anpassungserscheinung verknüpft, dem Lebendiggebären. Denn dadurch, daß die Eier im Innern des weiblichen Körpers befruchtet werden, ist ja Gelegenheit geboten, auch die Entwicklung des jungen Lebewesens noch kürzere oder längere Zeit im mütterlichen Organismus, also unter hochgradigem Schutze, sich vollziehen zu lassen. Schon bei eierlegenden Tieren beobachtet man, daß die Eier, wenn sie abgelegt werden, ihre Entwicklung bereits begonnen haben. So treten die ersten Teilungen an der Keimscheibe des Vogeleies schon im Eileiter auf. Hält man Ringelnattern in Gefangenschaft, ohne ihnen passende Gelegenheit zur Eiablage zu bieten, so kommt es auch hier zu einer ziemlich weitgehenden Entwicklung im Eileiter. Von der Kreuzotter ist bekannt, daß sie die Eier regelmäßig so lange bei sich behält, bis die Jungen zum Ausschlüpfen bereit sind. Ähnliches gilt von der Bergeidechse, die deshalb ebenfalls schon „lebendig gebärend" (vivipar) genannt werden kann. Überhaupt ist die „Viviparität" bei den Reptilien ziemlich verbreitet. Auch bei den Amphibien kommt sie vor. Sehr interessant ist ein Vergleich des Feuersalamanders (Salamandra maculosa) mit dem schwarzen Alpensalamander (Salamandra atra). Beide sind lebendig gebärend; aber der erstere bringt 10—15 Larven mit äußeren Kiemen zur Welt, während der letztere nur 2 Junge gebiert, die dann bereits zur Lungenatmung übergegangen sind und das Kiemenstadium im mütterlichen Körper durchgemacht haben. Im Fruchthalter (Uterus) des trächtigen Alpensalamanders findet man ursprünglich 40—60 Eier, von denen aber in jeder Uterushälfte nur eines zur Entwicklung kommt, indem die junge Larve den Inhalt der zugrunde gehenden Eizellen durch die Mundöffnung regelrecht als Nahrung aufnimmt. Dieser merkwürdige Unterschied der beiden sonst nahe verwandten Arten erklärt sich nun offenbar aus den Lebensbedingungen heraus. Der Alpensalamander findet nämlich in seinem Verbreitungsgebiet keine genügend sichere Gelegenheit, seine Jungen dem Wasser anzuvertrauen, und so hat sich bei ihm die Gewohnheit entwickelt, die Jungen bis zur Vollendung ihrer Verwandlung bei sich zu behalten. Die Herabsetzung der Zahl der Jungen geht damit Hand in Hand. Daß diese Erklärung zutreffend ist, geht aus Versuchen von Kammerer hervor, dem es gelungen ist, durch „Trockenkultur" den Feuersalamander zum Gebären von fertig verwandelten Lungenmolchen zu zwingen, den Alpensalamander aber durch „Feuchtkultur" zur Ablage kiementragender Larven zu veranlassen.

Unter den Fischen ist das Lebendiggebären ebenfalls häufig, ja, unter den Haien ist es sogar die häufigste Fortpflanzungsart. Hierher gehören alle Arten, welche infolge ihrer Lebensweise keine passende Gelegenheit zur Eiablage, vor allem günstigen Untergrund, finden, also alle Hochsee- und Tiefseehaie, während die Küstenformen das Eierlegen beibehalten haben. Bei den viviparen Arten lassen sich sodann noch wieder verschiedene Anpassungsstufen unterscheiden. Manche lassen an den Eiern, während sie im Eileiter verweilen, noch deutlich die für die eierlegenden Haie charakteristische hornige — allerdings dünne — Eischale erkennen. Erst kurz vor der Geburt des jungen Tieres löst sie sich auf. In diesem Falle spricht man von der Stufe der „Ovoviviparität", auf der übrigens auch die erwähnten lebendig gebärenden Amphibien und Reptilien stehen. Andere Haie lassen es dagegen gar nicht mehr zur Ausbildung einer Eischale kommen, und bei diesen

Abb. 91. Junger Haifisch mit großem Dottersack.

tritt sodann der Embryo in mehr oder weniger enge Verbindung mit dem Mutterkörper, um von diesem sich ernähren zu lassen. Im äußersten Falle entstehen Einrichtungen, die man geradezu mit den noch bei den Säugetieren zu besprechenden vergleichen kann. Die Haie sind jedoch nicht die einzigen Fische, bei denen es zu einer Brutpflege durch Lebendiggebären gekommen ist. Von Meeresfischen sei noch die Aalmutter (Zoarces viviparus), von Süß- und Brackwasserfischen seien die Zahnkärpflinge genannt, von denen zahlreiche Arten heute als beliebte Aquarienfische bekannt sind.

Bevor wir uns nun zur Betrachtung der Säugetiere wenden, seien noch einige Brutpflegeerscheinungen bei den Fischen und Amphibien erwähnt, die in vieler Beziehung an das bei den Säugern zu Besprechende erinnern. Beim Alpensalamander z. B. wird, wenn die Dottermassen der zerfallenden Eier durch die beiden im Fruchthalter untergebrachten Larven aufgezehrt sind, von der Fruchthalterwand eine ernährende Flüssigkeit ausgeschieden, die mittels der besonders stark ausgebildeten Kiemen von der Larve aufgenommen wird. Die Kiemen wirken hier also ähnlich wie die bei den Säugetieren zu erwähnenden Chorionzotten. Auch gewisse Haie und Rochen sondern aus der Fruchthalterwand Nährflüssigkeit ab, und zwar mittels langer Fäden, die sich während der Trächtigkeit bilden. Die Aufnahme dieser Nahrung geschieht aber hier durch die „Spritzlöcher". Bei manchen Haien aber, z. B. beim glatten Hai des Aristoteles (Mustelus laevis), tritt der Embryo durch Fortsätze seiner blutgefäßreichen Dottersackwand mit der Fruchthalterwand in Verbindung, und es entsteht eine „Mutterkuchen"-Bildung, die sich der Plazenta der Säugetiere hochgradig nähert.

Nun stehen allerdings die entsprechenden Einrichtungen der Säugetiere auch noch wieder auf sehr verschiedener Stufe der Ausbildung. Was zunächst die Kloakentiere (Monotremata) betrifft, so legen sie bekanntlich Eier, eine Tatsache, die bei ihrer Entdeckung durch Haacke und Caldwell im Jahre 1884 das größte Aufsehen erregte. Diese Eier erinnern durch ihre lederartige Schale etwa an Schildkröteneier. Das mit einer am Bauche liegenden Bruttasche versehene Weibchen des Schnabeligels (Echidna) bringt das gelegte Ei in den Brutbeutel, und hier kriecht nun aus der Eischale ein Tier aus, das bei seiner für selbständiges Leben noch ganz ungenügenden Organisation eigentlich noch als Embryo bezeichnet werden müßte. Da den Kloakentieren Zitzen zum Säugen der Jungen fehlen, so wird die von zwei Drüsenfeldern der Bauchwand ausgeschiedene, milchähnliche Flüssigkeit von dem jungen Tiere geleckt. Erst nach etwa 10 Wochen ist die Entwicklung so weit fortgeschritten, daß nun für das Junge das Leben in Erdhöhlen beginnt. Das Schnabeltier (Ornithorhynchus) unterscheidet sich vom Schnabeligel unter anderem durch das Fehlen des Brutbeutels.

Bei den Beuteltieren (Marsupialia) ist von Eierlegen nicht mehr die Rede, obwohl in einigen Fällen eine rückgebildete Eischale gefunden wurde. Auch hier sind die Jungen, wenn sie geboren und in den Brutbeutel getan werden, im Grunde noch Embryonen. Im Gegensatze zu den Kloakentieren werden sie im Brutbeutel mittels langer, ihnen tief ins Maul hineinragender Zitzen ernährt. Was uns aber hier besonders angeht, das ist die vor der Geburt erfolgte Ernährung im Fruchthalter. Diese Ernährung geschieht, ähnlich wie wir das schon für gewisse Haie erwähnten, durch eine von der Wandung des Fruchthalters abgeschiedene Flüssigkeit, in welcher der Embryo geradezu schwimmt. Bei zwei Gattungen australischer Beuteltiere hat man jedoch noch einen weiteren Entwicklungsschritt feststellen können, nämlich eine Verwachsung eines Teiles der Fruchtblasenwand mit der Wand des Fruchthalters. Die Folge davon ist, daß mütterliches Blut in den Dottersack des Embryos gelangt und somit als Nahrung dient. So kommt es schon bei diesen tiefstehenden Säugetieren zu einer Ernährungseinrichtung, die, wie wir sehen werden, bei den übrigen Säugern als Mutterkuchen oder Plazenta sich schließlich so eigenartig entwickelt.

Hier ist nun aber der Ort, um eine Lücke unserer bisherigen Darstellung auszufüllen, und den Anlaß dazu gibt uns der eben erwähnte Dottersack. Es ist eines von den Embryonalorganen, die später wieder vollständig beseitigt werden und somit beim fertigen Tiere nicht mehr aufzufinden sind, eine von den Anpassungserscheinungen an die besonderen Verhältnisse des Embryonallebens. Je höher wir in der Wirbeltierreihe, beim Lanzettfischchen (Branchiostoma) beginnend, aufsteigen, desto fremdartiger erscheint uns das im Ei oder im mütterlichen Körper ruhende Tier, und die Ursache dafür sind die embryonalen Anhangsgebilde, auf die wir jetzt einen Blick werfen müssen. Den ersten Anlaß für derartige Bildungen gibt die mehr oder minder große Ansammlung von Nahrungsdotter im reifen Ei. Die physiologische Bedeutung desselben besteht darin, daß die embryonale Entwicklung des werdenden Tieres aus dem Ei um so weiter geführt werden kann, je größer die dafür erforderlichen Baustoffvorräte sind. Das wird uns sofort klar, wenn wir daran denken, daß niedere Tiere mit dotterarmen Eiern, wie Seeigel,

Seesterne, viele Würmer usw. als in der Regel winzige und vom Eltertier durchaus abweichende Larven dem Ei entschlüpfen, daß sie erst auf Grund der nun selbständig aufgenommenen Nahrung den Hauptteil ihrer Entwicklung vollenden, und wenn wir uns andererseits vorstellen, wie ein Vogel oder eine Eidechse aus dem dotter-, also nahrungsreichen Ei sozusagen als fertiges Tier ausschlüpft. Aber schon, wenn wir die ersten Zellteilungen des befruchteten Eies, die sogenannte „Eifurchung", bei verschieden dotterhaltigen Eiern untersuchen, dann zeigt sich, wie der Dotter andererseits hemmende Wirkungen ausübt, wie er gleichsam einen Ballast darstellt, mit dem sich der werdende Organismus, so gut es geht, abzufinden hat.

Wenn der Embryo eines Lanzettfisches mit seinem dotterarmen Ei die Furchungsstadien hinter sich hat, so streckt er sich in die Länge, und die Larve nimmt bald im wesentlichen die Form des ausgebildeten Tieres an. Der Froschembryo aber stellt um die gleiche Zeit ein merkwürdig unförmliches Wesen dar. Zwar beginnt auch er sich zu strecken, und Kopf- und Schwanzende setzen sich als kleine Höcker ab. Die Bauchseite des Rumpfes aber ist aufgetrieben durch in dieser Gegend massenhaft aufgehäuften Dotter, der dem Ei entstammt und erst allmählich verbraucht wird. Schon hier ist also eine Störung der normalen Körperform durch Ausbildung einer Art „Dottersack" eingetreten. Die Störungen werden nun, wie ein Blick auf andere Tiere lehrt, um so größer, je mehr der Dotter an Masse zunimmt. Während bei den Amphibien auch die dotterreichsten Teile des Eies den Zellteilungen der Embryonalentwicklung unterliegen, setzen die gewaltigen Dottermassen bei Reptilien und Vögeln, und ähnlich auch schon bei den Fischen, diesen Teilungen einen solchen Widerstand entgegen, daß nur noch ein kleiner Teil des Einhaltes, dort, wo das Protoplasma der Zelle noch die Herrschaft hat, der Furchung unterliegt, während der übrige Inhalt sich fast wie eine tote Nährmasse verhält. Das Äußerste nach dieser Richtung leistet ja das Vogelei, das deswegen kurz betrachtet werden möge (Abb. 92). Hier ist die bekannte gelbe Dotterkugel die durch Dotteraufnahme mächtig vergrößerte Eizelle. Was wir sonst noch in der Umgebung dieser Riesenzelle finden: die flüssige Eiweißschicht, die Hagelschnüre, welche für die gelbe Dotterkugel gleichsam eine Aufhängevorrichtung bilden, die Eihaut und die kalkige Eischale, das alles sind Zutaten, welche erst nach der Befruchtung durch die Tätigkeit des Eileiters hinzugefügt wurden. Sehen wir uns nun aber die gelbe Dotterkugel genauer an, so finden wir ihr aufgelagert eine kleine weißliche Scheibe, die Keimscheibe, von 3—4 Millimeter Durchmesser. Wenn das Ei gelegt wird, haben an dieser Scheibe bereits zahlreiche Zellteilungen stattgefunden; ursprünglich, d. h. vor der Befruchtung, enthält sie dagegen einen einzigen Zellkern, und in diesem Zustande finden wir das Ei natürlich im Eierstock. Vergegenwärtigt man sich diesen

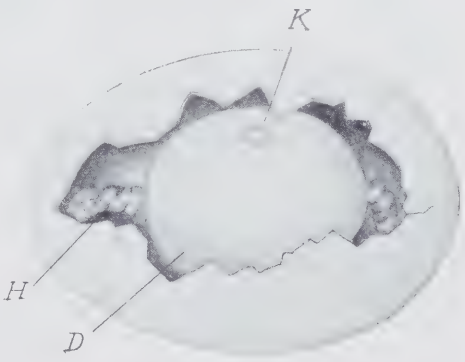


Abb. 92. Vogelei mit seitlich geöffneter Schale.
D Dotterkugel (Eizelle),
H Hagelschnüre, K Keimscheibe.

Bau des Vogeleies, so wird der große Einfluß des Dotters auf die embryonalen Vorgänge klar. Nicht das ganze Ei, wie bei dem übrigens auch schon recht dotterreichen Froschei, kann sich teilen, sondern nur die Keimscheibe. Alles andere bildet gleichsam einen „außerembryonalen" Bezirk. Dieser Bezirk des Eies nun ist es der schon bei den Fischen, um mit der niedersten Wirbeltierklasse zu beginnen, von oben her von einer Haut umwachsen wird und so den Dottersack bildet der auch beim Ausschlüpfen der Fische aus dem Ei noch deutlich wahrnehmbar ist und bei den Haien sogar einen sehr auffallenden Körperanhang darstellt (Abb. 91).

Bei allen Tieren, welche ihre Eier nicht in das Wasser ablegen, also bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, treten zum Dottersack nun noch andere Embryonalorgane hinzu. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln. Bei diesen wächst rings um den aus der Keimscheibe entstehenden Embryo eine Hautfalte in die Höhe, deren oben zur Berührung kommende Ränder schließlich miteinander verwachsen, so daß der Embryo nunmehr von einer mit wäßriger Flüssigkeit erfüllten Blase, dem Amnion, schützend umhüllt ist. Gleichzeitig bildet sich bei Reptilien und Vögeln ein weiteres wichtiges Organ, die Allantois oder der Harnsack, eine sackartige Ausstülpung des Enddarms, die, wie der Name „Harnsack" andeutet, während des Embryonallebens die Ausscheidungen der Niere aufnimmt. Die Lage der Allantois dicht unter Eihaut und Eischale, sowie der Blutgefäßreichtum ihrer Wandung läßt sie außerdem zu einem wichtigen embryonalen Atmungsorgan werden.

Mit den so kurz skizzierten Eihäuten der Reptilien und Vögel zeigen die Säugetiere anfangs eine völlige Übereinstimmung, die bei den Monotremen und den meisten Beuteltieren dauernd bestehen bleibt. Der verminderte Dottergehalt der Eier, der sich auch in der geringen Größe ausspricht, hat aber bei den höheren Säugetieren zu weiteren, sehr wesentlichen Embryonalanpassungen geführt. Der Raum verbietet es, auf diese verwickelten Erscheinungen hier näher einzugehen, die auf eine Verwachsung gewisser Eihüllen mit der Fruchthalterwandung und Bildung des sogenannten Mutterkuchens (Plazenta) hinauslaufen. Auf diese Weise wird dann die Ernährung des Embryos durch das mütterliche Blut ermöglicht.

Blicken wir zurück auf die merkwürdige Tatsachensammlung, die uns entgegentrat von der einfachen Entleerung und Befruchtung der Eizellen bei Wassertieren bis zur ausgeprägtesten Brutpflege bei den Säugetieren, so sind es hauptsächlich vier Tatsachen, die noch einmal hervorgehoben zu werden verdienen. Einmal ist es der notgedrungene Übergang der Landtiere zur inneren Befruchtung, hervorgerufen durch den Mangel eines für die Befruchtung nötigen flüssigen Mediums. Zweitens: die Ausnutzung dieser Sachlage zum Schutze der Embryonalentwicklung durch Einführung des Lebendiggebärens. Drittens die Tatsache, daß auch schon bei Wassertieren sich innere Befruchtung und Lebendiggebären eingestellt hat, wenn auch nur als Ausnahme; und viertens, gewissermaßen als Gipfelpunkt dieser Art von Brutpflege, die Ausnutzung der Einrichtung des Lebendiggebärens zu einer ganz innigen Verknüpfung des Muttertieres mit dem von ihm zu ernährenden Embryo. Die Brutpflege im engeren Sinne, d. h. die Fürsorge für die Nachkommen auf Grund besonderer Instinkte der Elterntiere, soll in einem späteren Abschnitte behandelt werden.

G. Abweichungen vom normalen Gange der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Nachdem wir nunmehr die geschlechtliche Fortpflanzung sowohl nach ihrer wesentlichen Grundlage, dem Befruchtungsvorgang, wie ihren Nebenerscheinungen — innere Befruchtung, Lebendiggebären — kennen gelernt haben, ist noch einer Reihe merkwürdiger, aus ihr ableitbarer Erscheinungen im Tierleben zu gedenken. Da sei zunächst die Erscheinung der Frühreife erwähnt. Wir verbinden ja doch mit dem Begriff der Reife zur geschlechtlichen Fortpflanzung die Vorstellung eines voll ausgewachsenen Lebewesens, das bereits im Besitze aller endgültigen Merkmale seiner Art ist, eine Vorstellung, die sich aus einer Unzahl dementsprechender Einzelerfahrungen uns aufdrängt. Und doch gibt es auch von dieser scheinbaren Selbstverständlichkeit Ausnahmen, die an ein paar Beispielen dargelegt werden sollen. Bekanntlich entwickeln sich die jungen Lachse im Süßwasser aus Eiern, welche die aus dem Meer in die Flüsse aufgestiegenen Weibchen abgelegt haben. Obwohl nun die jungen Lachsmännchen (Sälmlinge) um die Zeit, wo sie — spätestens im zweiten Lebensjahr! — das Süßwasser verlassen, noch bei weitem nicht erwachsen sind, werden sie im Süßwasser dennoch im zweiten Herbste ihres Lebens reif und sind deshalb imstande, die Eier der aus dem Meere aufgestiegenen Weibchen zu befruchten. Noch weiter geht das Vorauseilen der Fortpflanzungsreife vor der körperlichen Reife bei gewissen Insekten. Bei den Insekten kann man den Larvenzustand ja doch als die Zeit des Wachstums und der Nährstoffspeicherung bezeichnen, während das fertige Insekt, meistens aus einem Übergangszustand — der Puppe — hervorgegangen, das Geschlechtsstadium darstellt, in welchem die Ernährungstätigkeit weit hinter der Fortpflanzung zurücktritt, bisweilen so weit, daß Nahrungsaufnahme — z. B. bei den Eintagsfliegen — gar nicht mehr stattfindet, meistens jedenfalls so weit, daß im allgemeinen mit der Fortpflanzung das Leben des betreffenden Individuums abschließt. Dabei sind natürlich die Insekten mit persönlicher Brutpflege, besonders die gesellig lebenden, ausgenommen. Um so merkwürdiger berührt unter diesen Umständen das Verhalten der Larven einer Gallmückengattung (Miastor, Abb. 93), welche reife Eier erzeugen, aus denen sich — freilich ohne Befruchtung, also „parthenogenetisch" — Larven entwickeln, die lebendig geboren werden. Die Mutterlarve stirbt, nachdem sie die jungen Larven in die Welt gesetzt hat, erlangt also die volle körperliche Reife überhaupt nicht, während ihre Nachkommen sich zu geflügelten Mücken entwickeln. Der Sinn dieser zeitlichen Verschiebung des Fortpflanzungsgeschäftes ist offenbar in der dadurch bewirkten Beschleunigung der Vermehrung zu suchen.

Abb. 93. Larve der Gallmücke Miastor mit jungen Tieren.

Nicht hiermit zu verwechseln ist es, wenn Tiere in normalem Lebensalter sich fortpflanzen, dabei aber infolge äußerer Umstände Jugendmerkmale beibehalten. So kommt es bei unseren Wassermolchen vor, daß, wenn das steil abfallende Ufer-

Abb. 94. Axolotl (Amblystoma mexicanum).
Die kiementragende Wasserform und die lungenatmende Landform.

gelände eines Gewässers das Anslandgehen unmöglich macht, die Tiere nicht, wie es im normalen Verlauf der Metamorphose geschieht, ihre Kiemen abwerfen, um zur Lungenatmung überzugehen, sondern daß sie als larvenähnliche Kiemenmolche, aber im normalen Alter und unter Erreichung der normalen Größe geschlechtsreif werden. Eine Frühreife liegt also nicht vor; man hat diese Erscheinung als „Neotenie" bezeichnet. Neotenie — in dem genannten Falle eine seltene Ausnahme — kann aber auch zur Regel werden. Das beweist der mexikanische Axolotl (Amblystoma mexicanum), ein großer Wassermolch mit Kiemen und abgeplattetem Ruderschwanz (Abb. 94), ein oft in Aquarien gehaltenes Tier, das sich in diesem Zustande fortpflanzt. Seine nächsten Verwandten verhalten sich anders, indem sie zu lungenatmenden Landmolchen mit abgerundetem Schwanz werden und dann erst geschlechtsreif sind. Es war nun eine große Überraschung, als zum ersten Male im Jahre 1865 in Paris beobachtet wurde, daß auch der Axolotl sich noch weiter in eine derartige Landform verwandeln kann. Somit fällt auch dieses Beispiel unter die Erscheinung der Neotenie, und es ist gar nicht ausgeschlossen, daß vielleicht alle dauernd kiemenatmenden Molche, zu denen z. B. auch der Olm oder Höhlenmolch gehört, von Landmolchen abstammen, deren Nachkommen die Gewohnheit neotenischer Fortpflanzung angenommen haben. Auch andere Tiergruppen, wie z. B. die merkwürdigen Rädertiere, hat man versucht, als neotenische Tierformen zu deuten.

Die Besprechung der Frühreife von Miastor hat uns bereits zur Berührung eines anderen Themas geführt, der Parthenogenese oder Jungfernzeugung, d. h. Entwicklung des Eies bei ausbleibender Befruchtung. Sie ist im Tierreich

weit verbreitet, fehlt jedoch vollständig bei den Wirbeltieren. Bei manchen Tieren tritt sie als Ausnahme auf. So ist von gewissen Schmetterlingen, z. B. vom Seidenspinner, schon lange bekannt, daß gelegentlich aus unbefruchteten Eiern Raupen ausschlüpfen, und man hat später gefunden, daß sich diese Entwicklung durch mechanische Reizung des Eies (Reiben mit Bürsten) begünstigen läßt. Aber die Tiere besitzen nicht die normale Lebensfähigkeit und gehen bald ein, ohne ihre volle Entwicklung durchzumachen. Dem stehen nun aber zahlreiche andere Beispiele gegenüber, in denen das Ergebnis der Parthenogenese ein durchaus vollwertiges ist. So sind bei gewissen Stabheuschrecken die Männchen außerordentlich selten, und unter den im Handel befindlichen Tieren der Art Prisomera amaurops (= Dixippus morosus), einer ostindischen Stabheuschreckenart, sind wohl überhaupt keine Männchen zu finden. Trotzdem pflanzen sich die Tiere in der Gefangenschaft reichlich und ohne erkennbare Nachteile fort. Entdeckt wurde die Parthenogenese bei den Blattläusen, die schon Anton van Leeuwenhoek gegen Ende des 17. Jahrhunderts sich vermehren sah, ohne daß Männchen zugegen waren, und aus deren Körper er dann „voll Verwunderung" kleine Tierchen statt der erwarteten Eier hervorzog. Der Genfer Forscher Bonnet war es, der fast 100 Jahre später dieses Wunder der Natur bestätigte und dahin klärte, daß die jungen, lebendig geborenen Blattläuse tatsächlich aus unbefruchteten Eiern entstanden sind. Freilich nur im Sommer im Laufe mehrerer Generationen, denn die im Herbste von der letzten Sommergeneration erzeugten Eier werden von den dann auftretenden Männchen befruchtet, um schließlich als durch derbe Umhüllung gut geschützte Dauereier in Rindenspalten usw. zu überwintern. Es findet also ein regelmäßiger Wechsel zwischen parthenogenetischer und geschlechtlicher Fortpflanzung statt, nur daß die Zahl der parthenogenetischen Generationen bedeutend größer ist als die der geschlechtlichen. Die Wirkung dieses Verhaltens liegt auf der Hand: es ist eine außerordentliche Beschleunigung der Fortpflanzung während des Sommers. Ganz ähnlich ist die Fortpflanzung der Wasserflöhe, Muschelkrebse und Rädertierchen, nur mit dem Unterschiede, daß hier das Lebendiggebären fortfällt.

Nach Untersuchungen von August Weismann betreffs der Wasserflöhe (Daphniden) erzeugen die Bewohner größerer Wasserbecken, z. B. Sida crystallina, nur im Herbste Männchen; alle Sommergenerationen sind also parthenogenetisch. Bei Tümpelbewohnern, wie Daphnia pulex, findet dagegen fast den ganzen Sommer hindurch neben der parthenogenetischen Entwicklung eine Bildung von Dauereiern statt, eine offenbare Anpassung an das Tümpelleben mit seiner Möglichkeit des völligen Austrocknens, einer Gefahr, der die Sommereier nicht gewachsen sind. Spätere Untersuchungen haben gezeigt, daß man durch Temperaturerniedrigung bei den Wasserflöhen die Erzeugung von Männchen begünstigen kann. Umgekehrt ist es gelungen, Rosenblattläuse im Warmhause 4 Jahre hintereinander — 50 Generationen hindurch — nur parthenogenetisch sich fortpflanzen zu lassen.

Während die Parthenogenese der Blattläuse, Wasserflöhe und Rädertiere eine anscheinend auf schnellste Vermehrung abzielende Erscheinung ist, finden wir sie bei den Hautflüglern (Hymenopteren) im Dienste der Männchenerzeugung. Gelegentlich kommt Parthenogenese schon bei den Eiern der Stachelbeerblattwespe vor, und die nähere Untersuchung lehrte, daß dadurch stets nur Männchen erzeugt

werden. Was hier eine nur gelegentliche Erscheinung ist, finden wir bei den geselligen Hymenopteren zu einer ständigen Einrichtung geworden. Wählen wir als bestuntersuchtes Beispiel die Honigbiene. Die Bienenkönigin, nachdem sie auf dem Hochzeitsfluge den Samenvorrat einer Drohne in ihre Samentasche aufgenommen hat, ist von nun an durch mehrere Jahre hindurch imstande, je nach Bedarf befruchtete und unbefruchtete Eier zu legen. Bestimmt wird ihre Entscheidung im wesentlichen durch Form und Größe der Zellen. Die großen eiförmigen Königinnenzellen und ebenso die kleinen, regelmäßig sechseckigen Arbeiterinnenzellen erhalten befruchtete Eier, während die großen, ebenfalls sechseckigen Drohnenzellen mit je einem unbefruchteten Ei belegt werden. Während nun aus den ersteren Eiern sich nur Weibchen entwickeln — bei bester Larvenfütterung (in den Königinnenzellen) Königinnen, bei geringwertigerer Fütterung dagegen Arbeiterinnen mit verkümmerten Eierstöcken —, gehen aus den unbefruchteten Eiern, wie durch zahlreiche Beobachtungen sichergestellt ist, nur Männchen (Drohnen) hervor. Eine dieser beweisenden Beobachtungen besteht darin, daß zu alte Königinnen, deren Samenvorrat aufgebraucht ist, schließlich nur noch Drohnen hervorbringen. So sehen wir, daß sich die Natur bei den Hymenopteren der Parthenogenese zu einem ganz anderen Zwecke bedient als bei den vorher behandelten Tiergruppen, daß es sich hier um eine Regelung des Zahlenverhältnisses von Männchen und Weibchen handelt, sowie um eine Unterwerfung dieser Regelung unter die Instinkte der betreffenden Tierart.

H. Die Beziehung zwischen Eireifung und Befruchtung.

An dieser Stelle erscheint es nötig, unsere Betrachtungen über die geschlechtliche und parthenogenetische Fortpflanzung durch ein wichtiges Ergebnis der mikroskopischen Untersuchung des Eies zu ergänzen. Schon in dem Abschnitt über die Fortpflanzung im Pflanzenreiche haben wir uns vorgreifend mit den Beobachtungen über die Reifung der Keimzellen der Tiere beschäftigt und haben erfahren, daß sowohl Ei- als auch Samenzellen sich zur Befruchtung durch zwei Reifungsteilungen vorbereiten, die ohne eingeschaltetes Kernruhestadium unmittelbar aufeinanderfolgen, und zwar so, daß bei einer dieser Teilungen nicht die Chromosomen halbiert werden, sondern die Chromosomenzahl auf die Hälfte reduziert wird. Diese „Reduktionsteilung" war ja von Weismann auf Grund seiner theoretischen Überlegungen vorausgesagt worden und ist heute als die eigentliche Vorbereitung auf den Befruchtungsvorgang allgemein anerkannt. Durch die Vereinigung der weiblichen und männlichen Keimzelle wird der halbierte „(haploide") Chromosomenbestand wieder auf die alte („diploide") Höhe gebracht. Es war nun für Weismann eine notwendige Folgerung, daß Eier, die sich parthenogenetisch entwickeln, eine abweichende Reifung durchmachen müssen. Wir wir jetzt wissen besteht die vollständige Reifung des Eies in der Abgliederung von zwei als „Polzellen" oder „Richtungskörpern" bezeichneten sehr kleinen Zellen, deren erste sich, was aber für uns jetzt nebensächlich ist, nachträglich noch einmal teilen kann. Bis zum Jahre 1887 hatte man auf die Zahl der vom Ei ausgestoßenen Richtungskörper keinen Wert gelegt, weil man in der Bildung dieser anfangs gar nicht als

Zellen gewerteten Gebilde zunächst etwas Nebensächliches sah. Weismann erst richtete bewußt sein Augenmerk auf die Zahl der Polzellen und kam gleichzeitig mit seiner glänzenden Voraussage der Reduktionsteilung zu der wichtigen Entdeckung, daß parthenogenetische Eier nur **eine** Polzelle bilden, befruchtungsbedürftige aber deren zwei. Er stellte dieses „Zahlengesetz der Polzellen" zuerst bei den Wasserflöhen fest und fand es bei Muschelkrebsen und Rädertieren bestätigt. Die genauere Nachprüfung des Chromosomenverhaltens bei den zur Polzellenbildung führenden Kernteilungen hat in der Folge ergeben, daß bei den parthenogenetischen Eiern es die Reduktionsteilung ist, welche unterbleibt, und damit ist die Auffassung, daß eben die Reduktionsteilung die Vorbereitung auf die Befruchtung bedeutet, vortrefflich bestätigt. Nur die Reifung des Eies bei Tieren mit „fakultativer" Parthenogenese fügt sich dem Zahlengesetz der Richtungskörper nicht, denn bei den Bienen machen alle Eier zwei Reifeteilungen durch. Auf diese Ausnahme und ihre Erklärung werden wir bei Besprechung der Vererbung und Geschlechtsbestimmung zurückkommen.

Es hat sich übrigens aus anderen Tatsachen ergeben, daß unter Umständen auch Keimzellen mit halbiertem Chromosomenbestand entwicklungsfähig sind. Eine solche Tatsache ist in der sogenannten Merogonie gegeben. Man versteht darunter die Möglichkeit, ein durch bestimmte Behandlungsweise erhaltenes kernloses Stück eines Eies zu befruchten und zur Entwicklung zu bringen. Oskar und Richard Hertwig haben das im Jahre 1887 zuerst an Seeigeleiern ausgeführt. Diese wurden durch kräftiges Schütteln in einem Reagenzrohr mit Seewasser in kernlose und kernhaltige Stücke zerlegt. Die kernlosen Stücke rundeten sich bald ab, und wenn nun Seeigelsamen hinzugefügt wurde, so wurden sie auch befruchtet, ja, es gelang später einem anderen Forscher (Boveri), sogar kleine Larven daraus zu züchten. Hier zeigt sich also, daß der für den Zweck der Befruchtung auf die halbe Chromosomenzahl herabgesetzte Samenkern trotz dieser Reduktion sich bei Darbietung geeigneter Bedingungen — in diesem Falle Lieferung eines ausreichenden Nährbodens in Gestalt des Eiplasmas — sehr wohl zu teilen vermag, und daß sogar eine volle Embryonalentwicklung möglich ist. Andere Forscher haben das weiterhin bestätigt, Winkler z. B. auch für Eier von Meeresalgen (Fukazeen).

Eine zweite Tatsache, welche das gleiche beweist, ist die Möglichkeit der künstlichen (experimentellen) Parthenogenese. Der erste Forscher, der darauf ausging, die entwicklungserregende Wirkung der Befruchtung durch andere, und zwar rein chemische Einwirkungen zu ersetzen, war Richard Hertwig. Wurden Seeigeleier, welche ihre Polzellen abgetrennt hatten, einige Zeit der Wirkung von 0,1% Strychnin ausgesetzt, so bildete sich ihr Kern zu einer Kernspindel um. Der Deutschamerikaner Loeb hat bei Eiern von Seeigeln, Seesternen und Würmern sogar weitgehende Entwicklungsvorgänge erzielt, wenn er dem Meerwasser Salze, wie Chlormagnesium, Chlorkalzium, Chlorkalium, oder Säuren, wie Salzsäure und einbasische Fettsäuren, zusetzte. Delage hat ferner gezeigt, daß unter Umständen sogar Wärme Parthenogenese erzeugt. In gewissen Fällen ist es Loeb gelungen, die Entwicklung des unbefruchteten Eies ebenso weit zu fördern, wie es bei Kultur von durch Samenfäden befruchteten Eiern gelingt. Die Versuche beweisen also, daß der reduzierte Kern nicht unfähig zur Teilung geworden ist, und daß aus ihm

auch wieder teilungsfähige Kerne hervorgehen können. Wenn wir uns der früher geschilderten botanischen Tatsachen erinnern, so ist das ja auch weiter nicht verwunderlich. Geht doch z. B. auch von der Farnspore mit reduziertem (haploidem) Kern eine kräftige Entwicklung aus, die zur Bildung einer ganzen haploiden Generation, des Prothalliums, führt. Und noch auf zwei weitere Tatsachengruppen mag hingewiesen werden, weil es sich geradezu um Seitenstücke handelt zu der Entwicklungserregung am Ei. Das erste ist die dem Arzte wohlbekannte Anregung der Zellteilung durch verschiedene Reize, z. B. in der Hornhaut durch den Silberstift. Das zweite ist die von uns schon bei Gelegenheit der Brutpflege besprochene Gallenbildung an Pflanzen, die doch allem Anschein nach durch bestimmte tierische Ausscheidungsprodukte hervorgerufen wird. Auch hier werden durch Reize, die freilich noch nicht sicher bekannt sind, Zellteilungen hervorgerufen, die ohne diese Reize nicht eintreten würden.

I. Regelmäßiger Fortpflanzungswechsel.

Schon die Besprechung der Parthenogenese bei den Wasserflöhen, Blattläusen und Rädertieren führte uns auf den bei niederen Tieren weit verbreiteten Fortpflanzungswechsel, und zwar zunächst in der Form der Heterogonie, d. h. des Wechsels von Parthenogenese und geschlechtlicher Fortpflanzung. Hier sei jetzt nur noch auf eine weitere Arthropodengruppe von gleichem Verhalten hingewiesen, auf die Gallwespen. Auch diese pflanzen sich vielfach parthenogenetisch fort. Sie zeigen aber insofern ein besonders interessantes Verhalten, als die beiden Generationen sich unter Umständen durch auffallende körperliche Verschiedenheiten auszeichnen und auch ganz verschiedene Gallen erzeugen. Man hat solche Tiere früher für verschiedene Arten gehalten und mit verschiedenen Namen belegt. So gibt es z. B. eine Art, deren parthenogenetische Generation (Biorhiza terminalis) an den Enden der Eichenzweige große, etwa kartoffelförmige, vielkammerige Gallen erzeugt. In ihnen entwickeln sich geflügelte Männchen und ungeflügelte Weibchen, die im Juli ausschlüpfen. Die Weibchen legen nun ihre befruchteten Eier in die Rinde von einjährigen Eichenwurzeln und erzeugen hier rötliche Wurzelgallen. Die aus diesen Gallen im Dezember ausschlüpfenden Wespen (Biorhiza aptera) sind aber ausschließlich ungeflügelte Weibchen, die deutlich größer sind als die Weibchen der vorigen Generation; und diese sind es, die nun im Winter eine Eichenknospe mit zahlreichen Eiern belegen und so die großen kartoffelförmigen Gallen verursachen (Abb. 95).

Außer der Heterogonie gibt es im Tierreiche noch einen anderen Fortpflanzungswechsel, der als Generationswechsel (im engeren Sinne) oder als Metagenese bezeichnet wird. Diese von dem Dichter Adalbert von Chamisso 1819 auf seiner Weltreise zum ersten Male bei den Salpen entdeckte und 1842 von dem dänischen Zoologen Steenstrup näher untersuchte Fortpflanzungsart betrachten wir am besten zunächst an dem schon bei einer früheren Gelegenheit berührten Beispiele der Quallenentwicklung. Das bezeichnende Merkmal des Generationswechsels der Tiere ist wie im Pflanzenreiche der gesetzmäßige Wechsel einer geschlechtlichen und einer ungeschlechtlichen Generation. Während aber beim pflanzlichen Gene-

rationswechsel die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch einzelne Zellen (Sporen) erfolgt, also „zytogen" ist, tritt sie uns im Tierreich in Gestalt der vegetativen Knospung oder Teilung entgegen. Und während wir im Pflanzenreiche infolge der längere Zeit vor der Befruchtung eingeschobenen Reduktionsteilung eine haploide und eine diploide Generation unterscheiden, ist das beim tierischen Generationswechsel nicht der Fall, denn die Reduktion vollzieht sich hier unmittelbar vor der Befruchtung. Der Generationswechsel der Tiere hat also mit dem später entdeckten Generationswechsel der Pflanzen nichts zu tun. Bezüglich der Quallenentwicklung braucht nur an das erinnert zu werden, was bei Besprechung der vegetativen Vermehrung gesagt wurde: ein polypenartiges Wesen — ursprünglich für eine besondere Polypenart gehalten und Scyphistoma genannt — löst sich durch Querteilung in junge davonschwimmende Quallen auf, die, herangewachsen, sich geschlechtlich fortpflanzen und aus ihren befruchteten Eiern wieder Skyphistomapolypen hervorgehen lassen. Bezüglich der Frage, wie dieser Generationswechsel entstanden sein mag, kann auf die Darstellung des Dimorphismus der Hydroidpolypen verwiesen werden. Dort treten Quallen (Medusen) an den Polypenstöcken als sich ablösende und durch Knospung erzeugte Geschlechtstiere auf, aus deren Eiern dann wieder Polypenstöcke erwachsen. Im Grunde also die gleiche Erscheinung: vegetativ erzeugte Medusen, geschlechtlich erzeugte Polypen. Nur mit dem Unterschiede, daß der Polypenstock ein länger dauerndes Gebilde darstellt, die Medusen aber gleichsam vergängliche Organe desselben sind. Vermutlich aber haben auch die eigentlichen Quallen, die Scheibenquallen, sich stammesgeschichtlich von dauernd festsitzenden Polypen abgeleitet, die in ihrer heutigen Entwicklungsweise nur als vorübergehende Entwicklungsform in die Erscheinung treten, gleichsam eine Erinnerung an uralte Ahnenformen. Daß bei gewissen Arten das Skyphistoma auch knospen kann und ein neues Skyphistoma erzeugt, das sich dann ebenfalls in Quallen teilt, darf wohl als Hinweis auf ein früher stärkeres Hervortreten der Polypengeneration gedeutet werden. Es ist in diesem Zusammenhange von Interesse, daß es Quallen gibt, z. B. die Leucht-

Abb. 95. Zwei Gallenformen der Eichengallwespe Biorhiza. a Knospengallen, b Wurzelgallen (n. Hesse).

qualle (Pelagia) der Nordsee, welche schon als Quallen aus dem Ei schlüpfen. Man darf annehmen, daß hier die früher wohl auch vorhanden gewesene Polypengeneration in ähnlicher Weise unterdrückt worden ist, wie das beim pflanzlichen Generationswechsel das Schicksal der haploiden Generation gewesen ist.

Auch bei Meeresborstenwürmern ist ein ähnlicher Generationswechsel entwickelt. Von den merkwürdigen Teilungsvorgängen, die auch an manchen Süßwasserarten beobachtet werden, war schon bei Gelegenheit der vegetativen Vermehrung die Rede. Es kommt nun bei gewissen, im Meere lebenden Arten mit kriechender Fortbewegung vor, daß die hinten abgeschnürten Tiere durch Umwandlung ihrer Gliedmaßen zu Rudern freischwimmende Tiere werden, die man früher übrigens auch für besondere Tierarten gehalten hat. Da in ihnen sich die Geschlechtsorgane entwickeln, so kann man sie physiologisch mit den sich ablösenden Quallen vergleichen, und ihre Bedeutung liegt, wie bei der Quallenbildung, wohl darin, daß das schwimmende Tier einen größeren Verbreitungsbezirk hat, was der Verbreitung der Art zugute kommt. Ein besonders berühmtes Beispiel liefert der Palolowurm der Südsee (Eunice viridis) (Abb. 96). Dieser Wurm bewohnt Korallenriffe, und an ganz bestimmten Tagen, die in Zusammenhang mit den Fluterscheinungen und folglich auch mit den Mondphasen stehen — bei den Samoa-Inseln im Oktober oder November, 8 Tage vor Vollmond —, lösen sich die umgewandelten kopflosen Hinterenden der Tiere frühmorgens vor Sonnenaufgang los. Sie erscheinen oft in solchen Massen an der Meeresoberfläche, daß sie mit Eimern herausgeschöpft werden können, stoßen Eier und Samenzellen in das freie Meerwasser aus und gehen dann zugrunde. In diesem Falle ist der das Korallenriff bewohnende Wurm den Hydroidpolypenstöcken vergleichbar, welche Medusen knospen lassen, die sich ablösen; ein eigentlicher Generationswechsel liegt also noch nicht vor. Bei anderen Borstenwürmern (Autolytus) nähert sich der Vorgang jedoch dem Generationswechsel dadurch, daß durch Teilung ganze Ketten von Tieren entstehen, die sich vor ihrer Ablösung zu vollständigen Tieren (mit Kopf) ergänzen und nach ihrem Freiwerden der geschlechtlichen Fortpflanzung der Art dienen.

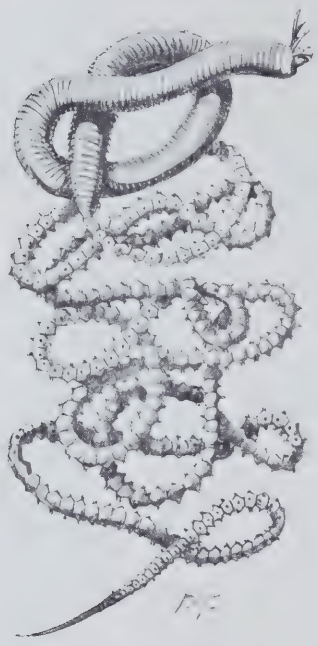


Abb. 96. Der Palolowurm der Südsee (Eunice viridis).

Sehr merkwürdig ist auch der von Chamisso entdeckte Generationswechsel der Salpen. Diese zu den Manteltieren (Tunikaten) gehörenden Tiere treten in zwei Formen auf (Abb. 97): als größere Einzeltiere und als kleine, zu Ketten vereinigte Tiere. Außer durch die Größe unterscheiden sie sich auch noch durch andere Merkmale, z. B. in der Muskulatur. Selbstverständlich hielt man auch diese Formen früher für verschiedene Arten. Chamisso aber fand, daß die Ketten durch Sprossung aus einem besonderen Fortsatz der Einzeltiere hervorgehen. Aus den Eiern der

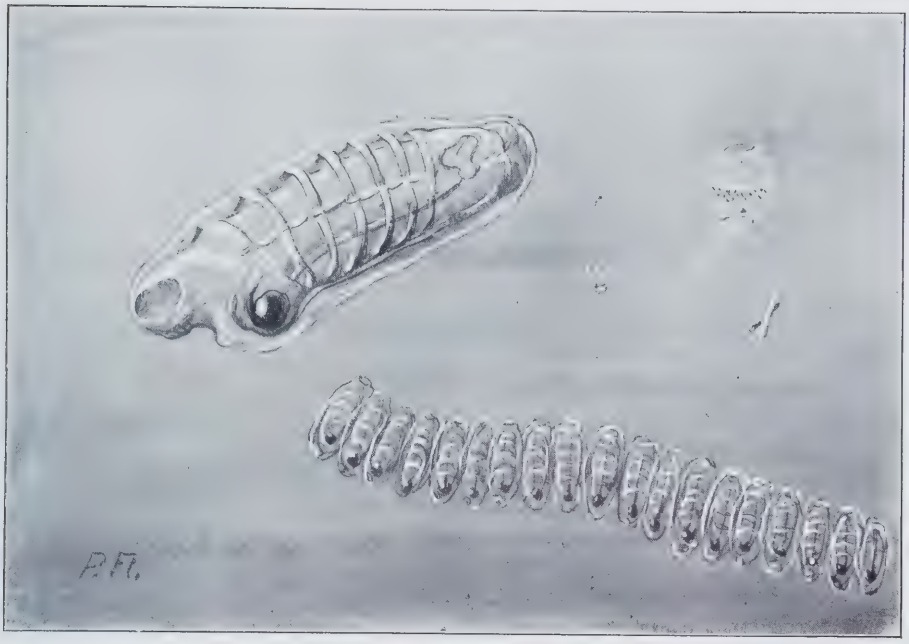


Abb. 97. Salpe (Salpa africana). Oben Einzeltier, unten Stück einer Kette (beides auf $^1/_2$ verkleinert). (Nach Hesse.)

zwittrigen Kettentiere entstehen dann wieder Einzeltiere, sogenannte „Ammen", die nach erfolgter Knospung absterben.

Schließlich sei noch der Generationswechsel der Protozoen erwähnt, der sich sehr mannigfaltig entwickelt hat, der im wesentlichen aber darin besteht, daß von Zeit zu Zeit die durch Teilung sich vermehrende Generation durch eine Generation unterbrochen werden, deren Tiere („Gameten" genannt) miteinander kopulieren oder konjugieren, wie das schon früher geschildert wurde. Besonders auffällig wird dieser Generationswechsel dann, wenn die Generationen mit verschiedener Fortpflanzung sich auch in ihrem Aussehen unterscheiden, wie das z. B. bei den Sporentieren, wozu unter anderen die Malariaerreger gehören, der Fall ist.

VII. Abstammung und Vererbung.

A. Geschichtliches zur Abstammungslehre.

„Species tot numeramus, quot diversas formas in principio creavit infinitum ens" (wir zählen so viele Arten, wie verschiedene Formen zu Anfang geschaffen sind), so lauten die denkwürdigen Worte, in welche der berühmte Schwede Carl von Linné (1707—1778), der „Vater der Systematik", seine dem Stande der damaligen Kenntnisse entsprechende Auffassung von den Tier- und Pflanzenarten kleidete. Es war die Lehre von der Konstanz der „Art", die darin ihren klaren Ausdruck fand, und gleichzeitig war der Begriff der Art damit grundsätzlich festgelegt. Der englische Arzt John Ray (1628—1705), der als erster den Begriff der naturhistorischen „Art" oder Spezies und seine Trennung von höheren Gruppenbegriffen, wie „Gattung" oder Genus, als notwendig erkannte, um Ordnung in das Chaos der kleineren Formengruppen von Tieren und Pflanzen zu bringen, hatte als sicherstes Zeichen der Zugehörigkeit zu einer Art die Abstammung von denselben Eltern betrachtet. Auch seine Ansicht ging dahin, „daß Formen, welche der Spezies nach verschieden sind, diese ihre spezifische Natur beständig behalten, und die eine nicht aus dem Samen der anderen entsteht und umgekehrt."

Mit Rücksicht auf die wichtige Aufgabe des Ordnungschaffens in der immer mehr wachsenden Fülle der neu entdeckten Einzelformen muß es für den großen Systematiker Linné als ein Glück bezeichnet werden, daß ihn zunächst keine Zweifel an der Unveränderlichkeit der Art bei seiner Tätigkeit störten. Dennoch mußte auch er schließlich erfahren, was ein jeder auch heute noch immer wieder bei tiefer gehenden systematischen Studien und bei wachsendem Untersuchungsmaterial bemerkt, daß die Definition der einzelnen Arten immer schwieriger wird, je größer die Zahl der untersuchten Individuen und je verschiedener ihre örtliche Herkunft ist. Das zeigen gewisse Stellen in der letzten Ausgabe seines berühmten „Systema naturae", wo er sich fragt, ob nicht doch vielleicht eine Art sich im Laufe der Zeit in Abarten (Varietäten) spalten könne.

Was schließlich einem reinen Systematiker, wie Linné es war, nicht entgehen konnte, das mußte bei seinen naturwissenschaftlichen Studien sich um so stärker dem umfassenden Geiste unseres großen Goethe aufdrängen, der als einer der ersten die Veränderlichkeit der Arten klar erkannt hat. Schon das Studium seiner Schrift über „die Metamorphose der Pflanzen" zeigt uns deutlich, daß ihm die Pflanze als ein veränderliches Wesen erscheint, wenn auch die „Urpflanze", die er sich konstruiert hat, nur ein Ideengebilde ohne stammesgeschichtlichen Sinn ist. Aus verschiedenen anderen Stellen seiner zahlreichen naturwissenschaftlichen Schriften ist aber zu erkennen, daß allmählich in ihm der Gedanke der Deszendenz gereift ist. So heißt es in dem 1817 niedergeschriebenen Aufsatze, den er „Geschichte meines botanischen Studiums" nennt: „Das Wechselhafte der Pflanzengestalten, dem ich längst auf seinem eigentümlichen Gange gefolgt, erweckte nun bei mir immer mehr die Vorstellung: die uns umgebenden Pflanzenformen seien nicht

ursprünglich determiniert und festgestellt, ihnen sei vielmehr, bei einer eigensinnigen generischen und spezifischen Hartnäckigkeit, eine glückliche Mobilität und Biegsamkeit verliehen, um in so viele Bedingungen, die über dem Erdkreis auf sie einwirken, sich zu fügen und danach bilden und umbilden zu können." Und an anderer Stelle heißt es: „So bildete sich der Adler durch die Luft zur Luft, der Maulwurf durch die Erde zur Erde, die Phoka durch das Wasser zum Wasser." Daß es sich hier nicht nur um bildliche Ausdrücke handelt, wie sie allerdings in Goethes Schriften so häufig sind, geht aus einem interessanten Berichte hervor, der uns schildert, wie begeistert Goethe im August des Jahres 1830 den in der Pariser Akademie zum Ausbruch gekommenen Streit zwischen Georges Cuvier, dem Vertreter der Artbeständigkeit, und Geoffroy de St. Hilaire, der die Entwicklung der Arten behauptete, begrüßt hat. Er sagte damals mit Bezug auf Geoffroys Lehre: „Ich jubele mit Recht über den endlich erlebten allgemeinen Sieg einer Sache, der ich mein Leben gewidmet habe und die ganz vorzüglich auch die meinige ist."

Nun hat sich freilich Goethe damals bezüglich des „Sieges" geirrt, und es hat, wie wir sehen werden, noch weitere 30 Jahre gedauert, bis ein anderer großer Naturforscher, Charles Darwin, der Deszendenzlehre zum Durchbruch verholfen hat. Immerhin waren jene Vorgänge in Paris so bemerkenswert, daß auch wir uns kurz mit ihnen beschäftigen müssen, wenn wir die Hauptetappen des Vordringens der Entwicklungslehre kennenlernen wollen. Am Pariser „Museum für Naturgeschichte", dem früheren „Pflanzengarten", der sich aber mehr und mehr auch in den Dienst der zoologischen Forschung gestellt hatte, wirkten zu Beginn des 19. Jahrhunderts drei bedeutende Gelehrte: Lamarck, Geoffroy de St. Hilaire und Cuvier. Lamarck (1744—1829), zunächst Botaniker und verdient als Verfasser einer vortrefflichen „Flora von Frankreich", wurde mit seiner Anstellung am Museum für Naturgeschichte (1793), dazu veranlaßt, sich auch der Zoologie, und zwar der Bearbeitung der wirbellosen Tiere, zu widmen. Bei diesen Studien kam er zu der Überzeugung, daß die Tier- und Pflanzenwelt sich auf Grund wechselnder äußerer Einwirkungen, sowie des Gebrauchs und Nichtgebrauchs der Organe, stufenweise aus einfachsten Anfängen bis zu ihrem heutigen Stande entwickelt habe. Den Artbegriff erklärte er folgerichtig für ein Produkt des menschlichen Verstandes, der sich aus denkökonomischen Gründen schon frühzeitig genötigt sieht, Gruppen ähnlichster Individuen besonders zu benennen. Lamarcks für die Abstammungslehre wichtigstes Werk ist die 1809 erschienene „Philosophie zoologique". Geoffroy de St. Hilaire (1772—1844), ebenfalls seit 1793 am Museum tätig, war wie Lamarck eine synthetisch gerichtete Natur und kam, beeinflußt von dem still schaffenden Lamarck, zu ähnlichen Auffassungen. Cuvier (1769—1832) dagegen, ein scharfer Denker und Beobachter, mehr analytisch gerichtet als Linné, ist sein Leben lang der schärfste Gegner der Artumwandlung geblieben. Er wurde 1794 auf Geoffroys Veranlassung nach Paris berufen und hat sich dort zu dem bedeutendsten und glänzendsten Vertreter der vergleichenden Anatomie entwickelt, der sehr bald ein starkes Übergewicht gegenüber seinen beiden Fachgenossen erhielt, besonders gegenüber dem zurückhaltenden Lamarck. Sein innerer Gegensatz zu Lamarck und seine Mißachtung gegenüber den in seinen Augen

jedenfalls phantastischen Arbeiten desselben kommt unter anderem darin zum Ausdruck, daß er in einer von ihm zusammengestellten Übersicht der wissenschaftlichen Arbeiten des Museums im Jahre 1809 die in diesem Jahre erschienene „Philosophie zoologique" überhaupt nicht erwähnt. Solche Umstände muß man wenigstens andeutungsweise kennen, wenn man verstehen will, wie so ganz einflußlos der weitblickende und fleißige Lamarck geblieben ist. Als er 1818 seine Sehkraft vollständig verlor, hat er trotzdem mit Hilfe seiner Töchter seine Arbeiten noch weiter geführt, bis der Tod im Jahre 1829 seinem an Enttäuschungen reichen Leben ein Ende setzte. So war es ihm nicht mehr vergönnt, den Moment zu erleben, da endlich der Kampf um die Entwicklungslehre entbrannte, und es war sein treuer Mitarbeiter Geoffroy de St. Hilaire, dem nun die Aufgabe zufiel, dem Herrschergeist des bewunderten Cuvier zu trotzen. Der Erfolg freilich war auch ihm nicht beschieden. Cuvier konnte darauf hinweisen, daß nach dem Ergebnis seiner Studien die Tiere vier grundverschiedene Organisationspläne aufweisen (die Wirbeltiere, Gliedertiere, Weichtiere und Strahltiere), zwischen denen Übergänge ganz undenkbar seien; und die völlige Übereinstimmung der ägyptischen Tiermumien mit den heute lebenden Arten bewies ihm die unbedingte Konstanz der Arten. Über die vielen fossilen Reste von Tieren und Pflanzen aber, welche beweisen, daß die Erde in vergangenen Zeiten von wesentlich anderen Organismen, als die heutigen es sind, bewohnt war, und daß diese Bewohnerschaften gewechselt haben, setzte er sich durch eine berühmt gewordene Hypothese hinweg, die unter dem Namen der „Katastrophentheorie" bekannt ist. Danach soll durch gewaltige Erdumwälzungen (Katastrophen) die Organismenwelt mehrfach völlig vernichtet und darauf neu geschaffen sein. Ein langes Leben ist aber dieser zur Rettung der Unveränderlichkeit der Organismen ersonnenen Lehre nicht beschieden gewesen. Denn die aufblühende Wissenschaft der Geologie kam durch die Untersuchungen der Geologen von Hoff (1771—1831) und Lyell (1797—1875) bald zu dem Ergebnis, daß zur Erklärung des gegenwärtigen Zustandes der Erdoberfläche die kleinen, sich stetig summierenden Veränderungen der Erdrinde, wie wir sie andauernd beobachten können, völlig ausreicht, und daß für die Geologie die Annahme weitreichender Katastrophen im Sinne Cuviers zum mindesten unnötig ist. Dadurch wurde der Katastrophentheorie auch auf dem Gebiete der Lehre von den ausgestorbenen Lebewesen, der Paläontologie, der Boden entzogen, und die paläontologischen Tatsachen wurden nun von weittragender Bedeutung für die Begründung der Abstammungslehre.

Zum Siege geführt ist der Gedanke der stammesgeschichtlichen Entwicklung durch Charles Darwin und sein unsterbliches Werk „Über die Entstehung der Arten" (On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life), das 1859 in London erschien. Charles Robert Darwin wurde am 12. Februar 1809, also in dem Jahre, da Lamarcks „Philosophie zoologique" erschien, in Shrewsburg als Sohn eines Arztes geboren. Sein Großvater, Erasmus Darwin, ebenfalls Arzt, hatte schon 1794 unter dem Titel „Zoonomia" ein Buch veröffentlicht, in welchem er eine stufenweise Umbildung der Tierwelt durch den Gebrauch der Organe lehrt, also ganz im Geiste von Lamarck und Goethe, und in welchem es am Schlusse heißt:

„Die Welt ist entwickelt, nicht erschaffen; sie ist nach und nach aus einem kleinen Anfang entstanden, hat sich durch die Tätigkeit der ihr einverleibten Grundkräfte vergrößert, und ist so eher gewachsen, als durch ein allmächtiges Werde plötzlich geworden." „Welch eine erhabene Idee von der unendlichen Macht des großen Architekten, der Ursache aller Ursachen, des Vaters aller Väter, des Ens Entium! Denn wenn wir das Unendliche vergleichen wollen, so möchte wohl ein größeres Unendliches der Kraft dazu erforderlich sein, die Ursachen der Wirkungen zu verursachen, als nur die Wirkungen selbst." Die Auseinandersetzung der Entwicklungslehre mit der Religion, die in den letzten Worten enthalten ist, können wir auch heute noch als vorbildlich anerkennen, und sie zeigt uns, wie wenig begründet die Meinung ist, daß die Entwicklungslehre von wahrer Religion abführen muß.

Charles Darwin studierte zunächst Medizin, ging dann, da er eine unüberwindliche Abneigung gegen Leichensektionen hatte, zur Theologie über, wurde aber durch den Professor der Botanik Henslowe den Naturwissenschaften zugeführt. Von großer Bedeutung für die Entwicklung seiner Ansichten war es, daß er frühzeitig, nämlich im Jahre 1831, also im Alter von 22 Jahren, Gelegenheit fand, sich als Naturforscher an einer fünfjährigen Reise des Kriegsschiffes „Beagle" zu beteiligen, die den Zweck hatte, an der südamerikanischen Küste kartographische Aufnahmen zu machen. Hier traten ihm die Probleme der Geologie näher, und hier kamen ihm die ersten Gedanken über die Entstehung der Arten. Nach seiner Rückkehr fand er zunächst in London, wo er die Ergebnisse seiner Reise ausarbeitete, und wo z. B. seine berühmte Schrift über die Korallenriffe entstand, Anschluß an die bedeutendsten Männer der Hauptstadt, dann aber siedelte er auf das Landgut Down in Kent über, wo er, dank seiner günstigen Lebenslage frei von Berufsarbeit, sein Leben nun mit einem beispiellosen Fleiß und Erfolge der wissenschaftlichen Arbeit widmete. Bezeichnend für die Gründlichkeit seines Arbeitens ist die Tatsache, daß er erst 23 Jahre nach Beendigung seiner Reise sich dazu entschloß, seine Ideen über die Entstehung der Arten zu veröffentlichen, obwohl schon 1842 und 1844 die ersten Niederschriften seiner Ansichten erfolgten. Darwin hätte wohl gar noch länger mit der Veröffentlichung gezögert, wenn nicht der Forschungsreisende A. R. Wallace bei seinen Studien in Südamerika und im Malaiischen Archipel zu fast denselben Ergebnissen wie Darwin gekommen wäre und eine Abhandlung darüber an die Linnean Society geschickt hätte. Der Geologe Lyell und der Botaniker Hooker, die Darwins Niederschriften kannten, überzeugten Darwin jetzt von der Notwendigkeit, wenigstens das Wichtigste aus seinem gewaltigen Tatsachen- und Gedankenstoff zu veröffentlichen, und so trat er denn endlich im Jahre 1859 zum ersten Male mit seinen Gedanken in die Öffentlichkeit. Der Erfolg des Werkes, dessen erste Auflage bereits am Tage ihres Erscheinens vergriffen war, sowie seiner späteren Veröffentlichungen, von denen hier nur seine 1871 erschienene Untersuchung „Über die Abstammung des Menschen" erwähnt sei, war beispiellos. Man darf sagen, daß mindestens vier Jahrzehnte der zoologischen, botanischen und paläontologischen Forschung fast ganz unter dem Einflusse der Gedanken des Darwinschen Hauptwerkes gestanden haben. Sieht man aber weniger auf den speziell als „Darwinismus" bezeichneten Versuch, die Entstehung der Arten

zu erklären, bedenkt man, daß dieses Werk vor allem erst einmal den Grundgedanken der Abstammungslehre zur Annahme brachte, so muß man zugeben, daß seine Wirkung nach dieser Richtung eine Tat von bleibender Bedeutung gewesen ist, auch wenn vielleicht, wie viele heute meinen, der eigentliche Darwinismus auf einem Irrwege war.

Hiermit sei die kurze historische Übersicht abgeschlossen, welche dem Leser zunächst die großen Persönlichkeiten näherzubringen bestimmt war, mit deren Gedanken wir uns im folgenden weiter beschäftigen müssen. Die Männer, welche seit Darwin am Ausbau der Entwicklungslehre besonders beteiligt waren, werden im Verlaufe der späteren Ausführungen zu ihrem Rechte kommen. Nur die allerbedeutendsten Namen seien hier vorgreifend schon jetzt genannt. Da ist einmal Ernst Haeckel (Jena) als der temperamentvollste Ausbreiter des Entwicklungsgedankens in Deutschland zu nennen, sodann August Weismann (Freiburg i. B.), der es unternahm, die Darwinsche Lehre in vollster Konsequenz, ohne Zuhilfenahme Lamarckscher Prinzipien durchzuführen, und der als Vererbungstheoretiker von großem Einfluß geworden ist. Bahnen anderer Art haben die Botaniker Carl v. Nägeli (München) und Hugo de Vries (Amsterdam) beschritten, um die Stammesentwicklung zu erklären. Und bedenken wir, daß, wie auch das Beispiel von Weismann zeigt, der Ausbau der Vererbungslehre in engstem Zusammenhange mit der Abstammungslehre steht, so dürfen an dieser Stelle auch nicht die Namen der Männer fehlen, welche ihre Lebensarbeit der experimentellen und mathematischen Begründung dieses wichtigen Zweiges biologischer Forschung widmeten, an erster Stelle Gregor Mendel, C. Correns, Francis Galton, W. Bateson und W. Johannsen.

B. Die Begründung der Hypothese der Deszendenz.

Wir wenden uns nunmehr zunächst zu einem Überblick über die großen Tatsachengruppen, welche, zusammengetragen durch die Arbeit zahlloser Forscher, geeignet sind, uns zur Anerkennung einer Veränderlichkeit der Arten und des weiteren zur Annahme eines einheitlichen Entwicklungsprozesses der gesamten Organismenwelt zu führen.

1. Der Artbegriff.

Da der Artbegriff die Grundlage der Systematik ist, sind lange Zeit sehr ernsthafte Bestrebungen darauf gerichtet gewesen, Artkriterien ausfindig zu machen, durch welche man echte Arten von Varietäten und Rassen, wie man die weniger abweichenden Individuengruppen genannt hat, unterscheiden könne. So leicht nämlich nach der an den Anfang unseres Kapitels gestellten Definition Linnés die Abgrenzung der Arten erscheint, so schwierig ist sie in Wirklichkeit, eine Erfahrung, der selbst Linné bei seinem immer mehr anwachsenden Beobachtungsmaterial sich nicht ganz entziehen konnte.

Zunächst müssen wir uns eine klare Vorstellung davon machen, wie die einzelnen Artbegriffe bei der Klassifikationsarbeit des Systematikers eigentlich zustande kommen. Bedingung für die Aufstellung und Abgrenzung einer neuen Art sollte

stets das Vorhandensein einer größeren Anzahl von Untersuchungsobjekten sein. Lassen sich nun unter diesen einander ähnelnden Tieren oder Pflanzen bei näherer Untersuchung vielleicht zwei Gruppen feststellen, die sich durch mehrere Merkmale voneinander deutlich unterscheiden, und zwischen denen sich keinerlei Übergänge finden, so pflegt der Untersucher im allgemeinen überzeugt zu sein, daß er es mit zwei verschiedenen Arten zu tun hat. Zur Bestätigung wäre aber im Grunde noch die Feststellung erforderlich, daß die Unterschiede sich durch mehrere Generationen hindurch erhalten. Erweisen sie sich nun als unbeständig, oder sind sie zu geringfügig, so pflegt man solche Gruppen als „Varietäten" einer Art zu betrachten.

Die Variabilität einer Art kann sich in verschiedener Weise äußern. Zuweilen setzt sich die Art aus zahlreichen Gruppen zusammen, die, wenn sie nach gewissen Gesichtspunkten geordnet werden, sich zwar nur wenig voneinander unterscheiden, deren Merkmale aber streng erblich sind, so daß man geneigt sein könnte, jede dieser Gruppen als Art anzusehen. Ein Beispiel dafür bietet das Hungerblümchen (Draba verna), das von Linné als einheitliche Art aufgefaßt wurde, von dem der Botaniker Jordan jedoch nachgewiesen hat, daß man etwa 100 konstante Formen unterscheiden kann, die man „Kleinarten" oder „Elementararten" genannt hat. Man kann diese Variabilität als diskontinuierlich bezeichnen. Häufiger ist die kontinuierliche Variabilität, die sich darin äußert, daß die voneinander am stärksten abweichenden Individuen einer Art durch zahllose Übergänge lückenlos miteinander verbunden sind. In beiden Fällen ist die Abgrenzung der Arten stark erschwert. Ganz in Widerspruch mit den als Ausgangspunkt genommenen Grundsätzen der Artaufstellung geraten aber diejenigen Arten, welche sich als Haustiere und Kulturpflanzen unter der Hand des Menschen in zahlreiche „Rassen" gespalten haben, die sich oft stärker voneinander unterscheiden als die verwandten wildlebenden Arten. Treffliche Beispiele dafür bieten die Taubenrassen, die von der noch heute an den Mittelmeerküsten vorkommenden Felsentaube (Columba livia) abstammen, und deren weitgehende Unterschiede ja allgemein bekannt sind, ferner die Haushühner, die man sämtlich vom ostindischen Bankivahuhn (Gallus bankiva) ableitet. Von Pflanzen sei nur der Kohl mit seinen zahlreichen Rassen genannt, deren Stammart noch heute in Europa wild wächst. Für den Forscher, der Tiere oder Pflanzen mit so verschiedenen Merkmalen in der freien Natur finden würde, wäre es selbstverständlich, alle diese Formen für „gute Arten" zu erklären, vielleicht sogar verschiedene Gattungen für die eine oder andere Form zu begründen.

Da die rein morphologische Untersuchung die Arten so wenig befriedigend abzugrenzen gestattet, hat man nach physiologischen Artkriterien gesucht, und hat behauptet, daß die Individuen verschiedener Arten sich nicht miteinander geschlechtlich fortpflanzen könnten, während die Rassen oder Varietäten derselben Art miteinander fruchtbar seien. Dem widerspricht aber die Tatsache, daß in vielen Fällen eine Kreuzung anerkannt verschiedener Arten sehr wohl möglich ist. So spielt seit langer Zeit die Kreuzung von Arten eine wichtige Rolle bei der Zucht neuer „Sorten" von Zierpflanzen und, um ein Beispiel aus dem Tierreiche hinzuzufügen, sei daran erinnert, daß unsere Hunderassen höchst wahrscheinlich das Ergebnis uralter Kreuzungen mehrerer wilder Arten von Wölfen und Schakalen

sind. Dazu kommen zahllose, zu wissenschaftlichem Zwecke ausgeführte Kreuzungen bei Säugetieren, Vögeln, Molchen, Fischen, Insekten (Schmetterlingen), Seeigeln und vielen anderen. Gegenüber solchen, dem Kriterium der Unfruchtbarkeit widersprechenden Tatsachen hat man dann angenommen, die Artbastarde, wenn ihre Erzeugung gelinge, seien dann wenigstens selbst unfruchtbar. Hierfür ließen sich ja nun in der Tat manche Belege bringen. So sind Maultier und Maulesel, die beiden Kreuzungsprodukte von Pferd und Esel, ebenso die meisten Schmetterlingsbastarde in der Tat unfruchtbar oder doch nur ausnahmsweise fortpflanzungsfähig. Aber dem stehen auch viele andere Fälle von fruchtbaren Artbastarden gegenüber. Dazu kommt, daß die Fruchtbarkeit der Individuen einer Art durchaus nicht unbeschränkt ist. Vielmehr hat sich gezeigt, daß sie vielfach abnimmt, wenn die natürliche Verwandtschaft der betreffenden Tiere oder Pflanzen eine zu nahe ist, wenn also sogenannte Inzucht getrieben wird. Bekannt sind ja auch die zwei- oder dreigestaltige Blüten aufweisenden Pflanzenarten, wie die Primeln, bei denen die langgriffligen Individuen unter sich nur geringe Fruchtbarkeit besitzen, und ebenso die kurzgriffligen. Es ist also auch mit Hilfe des Kriteriums der Unfruchtbarkeit nicht gelungen, ein durchgreifendes Erkennungsmittel für „gute Arten" zu finden. Vielmehr bleibt es oft durchaus Sache persönlichen kritischen Ermessens, ob man eine Individuengruppe als eine einzige Art oder als eine Summe von Arten auffassen will. Manche Gruppen, wie z. B. die Korbblütlergattung Hieracium (Habichtskraut), sind deshalb nach den Untersuchungen verschiedener Forscher in eine sehr verschiedene Zahl von Arten gegliedert worden. So unterschied ein Forscher von in Deutschland heimischen Arten dieser Gattung 52 Arten, ein anderer 106, ein dritter 300 Arten. Somit ergibt sich, daß der Artbegriff vielfach durchaus schwankend ist, und daß ein scharfer Unterschied zwischen Art und Varietät nicht möglich ist. Die sämtlichen praktischen Schwierigkeiten, die sich dem Systematiker entgegenstellten, finden ihre volle Erklärung, wenn wir annehmen, daß der Artbegriff nichts der Natur Innewohnendes ist, sondern, wie alle Begriffe, nur ein Produkt des menschlichen Denkens. Die Natur bietet uns nach dieser Auffassung gar nicht Arten dar, sondern nur Individuen, die wir nach ihrer Ähnlichkeit ordnen, wie wir es mit allen Objekten von größerer Mannigfaltigkeit tun. Die so erhaltenen Gruppen nennen wir dann je nach ihrem Umfange oder ihrer Konstanz Arten oder Varietäten. Varietäten können wir als in Bildung begriffene Arten, Arten als mehr oder weniger konstant gewordene Varietäten ansehen.

2. Paläontologische Tatsachen.

Die Paläontologie als die Wissenschaft von den fossilen Resten früherer Lebewelten hat das stärkste Anrecht, nun zuerst zu Worte zu kommen; denn nichts liegt näher, als anzunehmen, daß die natürlichen Archive der Vorzeit, wie wir sie vor allem in den Schichtengesteinen mit ihren Tier- und Pflanzenarten vor uns haben, uns unmittelbar die Frage nach der Entwicklung der Lebewesen werden beantworten können. Wer aber mit solchen Erwartungen an dieses verheißungsvolle Wissensgebiet herantritt, muß bitter enttäuscht werden. Ein die Bedeutung der Fossilien einschränkender Grund liegt darin, daß die paläontologischen Funde uns

zwar vorführen, wie eine Tier- oder Pflanzengruppe in Schichtenablagerungen verschiedenen Alters Verschiedenheiten in ihrer Zusammensetzung aus Arten aufweist; sobald wir aber darangehen, aus solchen Funden uns eine Entwicklungsreihe zu konstruieren, mischen wir dem Tatsächlichen bereits einen hypothetischen Bestandteil bei.

Dazu kommt nun aber die außerordentliche Lückenhaftigkeit der paläontologischen „Urkunden". Diese hat mehrere Ursachen. Einmal sind uns im allgemeinen nur widerstandsfähige Hartgebilde, wie Knochen, Schalen, Chitinpanzer, verholzte Teile usw. als Fossilien erhalten. Von skelettlosen Wesen, wie Würmern und Quallen sind uns nur in ganz besonders günstigen Fällen „Abdrücke" überliefert. Ferner ist zu beachten, daß die meisten Schichtgesteine im Wasser entstanden sind, daß somit die Tier- und Pflanzenwelt des Wassers bei der Einfügung ihrer Urkunden in das große Vorzeitarchiv sehr bevorzugt war, während Reste von Landorganismen in diese Abblagerungen nur durch gewisse Zufälligkeiten gelangen konnten. Die Tatsache, daß es auch Fossilien führende terrestrische Ablagerungen gibt, und daß das Bernsteinharz früher Nadelwälder mit seinen Einschlüssen uns eine schwache Vorstellung von der Kleintierwelt, besonders der Insektenwelt, der Tertiärs liefert, mildert das Gesagte nur wenig. Als drittes kommt hinzu, daß die meisten Gesteinsschichten, die für uns in Frage kommen, entweder in den Tiefen der Erdrinde oder am Grunde des Meeres unserer Beobachtung entzogen sind. Soweit sie nicht von Wasser bedeckt sind, werden sie in der Regel nur durch Wegebauten, in Steinbrüchen usw. uns erschlossen, und nur verhältnismäßig selten ist der Fall, daß eine Abtragung und Ausbeutung einer Schichtenfolge lediglich im wissenschaftlichen Interesse erfolgt. Schließlich ist noch zu bedenken, daß die ältesten Absatzschichten des Meeres, die Urschiefer, die uns Aufschluß über die ältesten Tiere und Pflanzen geben könnten, durch Umlagerung ihrer kleinsten Teilchen („kristallinische Metamorphose") so umgestaltet wird, daß die wenigen noch vorhandenen organischen Reste bis zur Unkenntlichkeit verändert sind.

Wenn nun auch die Paläontologie aus solchen Gründen weit davon entfernt ist, einen vollgültigen Beweis für die Artwandlung liefern zu können, so hat sie doch ein großes Material solcher Tatsachen aufgehäuft, die ihre einzige Erklärung durch die Deszendenzlehre finden. Und andererseits ist keine paläontologische Tatsache bekannt, welche der Annahme der Stammesentwicklung widerspricht. Auf Beispiele braucht hier nicht eingegangen zu werden, da eine umfassendere Darstellung der Geschichte unserer Tier- und Pflanzenwelt an anderer Stelle dieses Werkes erfolgt.

3. Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Eine Unzahl von in die Richtung der Deszendenzlehre weisenden Tatsachen liefern uns die morphologischen Wissenschaften der vergleichenden Anatomie und der Entwicklungsgeschichte. Eines der trefflichsten Beispiele dafür sind die Wale, jene merkwürdige Säugetierordnung, die nach ihrem durch Anpassung an das Wasserleben bedingten Aussehen so oft Walfische genannt werden, obwohl sie in jeder Beziehung echte Säugetiere sind. Denn sie atmen durch Lungen, nicht durch

Kiemen, haben eine hohe und gleichbleibende Körpertemperatur, bringen lebendige Junge zur Welt und säugen sie. Scheinbar im Widerspruch mit der Säugetiernatur der Wale steht nun aber das Fehlen von eigentlichen Gliedmaßen. Das einzige, was wir an Körperanhängen, außer der Schwanzflosse, finden, ist ein Paar von plattenförmigen, biegsamen Flossen dicht hinter dem Kopfe, Organe, die in ihrer Form und Aufgabe durchaus an die Brustflossen der Fische erinnern. Untersuchen wir aber den Bau dieser Flossen näher (Abb. 98), so sehen wir mit Überraschung, daß sie ein vollständiges Skelett einer Säugetiergliedmaße enthalten: einen Oberarmknochen und zwei Unterarmknochen, dazu Handwurzelknochen, Mittelhandknochen und Fingerknochen. Dabei ist merkwürdig, daß die „Hand" eine enorme Größe im Vergleich zum stark verkürzten Arm erlangt hat, sowie daß die Armknochen stark abgeplattet sind. Durch diese Abänderungen ist das typische Gliedmaßenskelett der Säugetiere, das bei den meisten Säugern als langgestreckte Laufgliedmaße dient, offenbar geeignet geworden zur Stütze eines flächenförmigen, kurzen und breiten Gebildes, das, wie die Walflosse, gleichzeitig biegsam und elastisch sein muß. Wenn wir uns den Wal als ein geschaffenes Wesen fertig in seine heutigen Lebensbedingungen als Meerestier hineingestellt denken, so bleibt es unverständlich, wie die Brustflosse zu einem derartig komplizierten Skelettgebilde kommt. Eine einfache biegsame Knorpelplatte würde dieselben Dienste leisten; die Schwanzflosse beweist uns durch ihre völlige Skelettlosigkeit sogar, daß selbst Hautgewebe und Bindegewebe schon völlig ausreichen die Ruderfläche zu stützen. Warum also ist die Brustflosse nach so ganz anderem Prinzip versteift als die Schwanzflosse? Die Abstammungslehre hat dafür die einfache Erklärung, daß die Natur eben genötigt war, die Säugetiergliedmaße beim Übergang der Wale zum Leben im Wasser zu benutzen und umzugestalten, während die Schwanzflosse eine Neubildung darstellt, für welche die nächstliegende und einfachste Konstruktion zur Anwendung kam. In der Schwanzflosse kommt deshalb lediglich die Wirkung des mechanischen Bedürfnisses zum Ausdruck, während die Brustflosse historische Erinnerungen birgt an längst vergangene Zeiten. Der Wechsel der Lebensbedingungen und der damit zusammenhängende Wechsel der Funktion erscheint uns hiernach als die Ursache der Umgestaltung der Vordergliedmaße.

Wie aber steht es mit den Hintergliedmaßen, von denen wir an einem Wale keine Spur entdecken können? Da führt wiederum die anatomische Untersuchung zu einer Überraschung. Dort nämlich, wo man die Hintergliedmaßen vermißt, an der Stelle, wo die Bauchhöhle endet, finden wir unter der Wirbelsäule, aber ohne unmittelbare Verbindung mit ihr, zwei Knochengebilde, die bei verschiedenen Walen auf ungleicher Ausbildungsstufe stehen. Beim Grönlandwal (Abb. 98) sind jederseits deutlich drei Knochenanlagen zu erkennen, von denen der eine den Rest eines Beckens darstellt, während die beiden anderen einem Oberschenkel- und einem Unterschenkelknochen entsprechen. Diese Knochen liegen zwischen gewaltigen Muskelmassen versteckt, so daß sie oft übersehen wurden und manches ältere Walskelett unserer Museen sie entbehrt. Das mindeste, was von diesen Knochen vorhanden ist, sind zwei Beckenknochen, nämlich das rechte und linke „Darmbein". Sie sind jedoch, soviel wir wissen, ohne jede Funktion, denn die natürliche Aufgabe des Beckens, für die Hintergliedmaßen einen Stützpunkt sowie eine

feste Verbindung mit der Wirbelsäule zu schaffen, fällt bei den Walen ja fort. Aus dieser Nutzlosigkeit erklärt sich denn auch der stark reduzierte Zustand der Knochen; und was für die Beckenknochen gilt, trifft natürlich auch für die Reste der Gliedmaßenknochen zu, die keiner Flosse als Stütze zu dienen haben. Für derartige Organe mit den wesentlichen Merkmalen der Funktionslosigkeit und der Rückbildung hat man den Begriff des „rudimentären Organs" geschaffen. Auch sie sind nach der Auffassung der Abstammungslehre Zeugen einer längst vergangenen Zeit, da andere Lebensbedingungen auch andere Organe erforderten. Mit dem Nutzloswerden aber sind sie der Verkümmerung anheimgefallen.

Abb. 98. Das Skelett des Grönlandwales.
a das Gesamtskelett, B das rudimentäre Becken; b das Becken mit den Gliedmaßenresten, B Beckenknochen, O Oberschenkel, S Schienbein.

Ganz besondere Überraschungen bezüglich der Walorganisation harren unser, wenn wir uns von der anatomischen Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung zuwenden, wenn wir also die Embryonen der Wale untersuchen. Da sehen wir erstens, daß genau wie bei allen anderen Säugetieren nicht nur Vorder-, sondern auch Hintergliedmaßen sich als kleine Vorsprünge des Körpers zu bilden beginnen (Abb. 99). Während aber die vorderen Anlagen schließlich zu Flossen auswachsen, bleiben die hinteren im Wachstum stehen und verfallen der Überwucherung durch benachbarte Körperteile und der Rückbildung. Die zweite Überraschung bereitet uns die Haut. Sie ist bei den ausgewachsenen Walen ja völlig haarlos, und wir begreifen diese Haarlosigkeit bei einem Tiere, das niemals das Land betritt, sondern dauernd im Wasser lebt. Wir begreifen es, weil wir wissen, daß das Haarkleid der Säuger wie das Federkleid der Vögel die Aufgabe hat, diese Tiere mit einem schlechten Wärmeleiter zu umkleiden, um es ihnen zu ermöglichen, eine dauernd gleiche Innentemperatur ihres Körpers festzuhalten.

Da es aber der Hauptsache nach nicht die Haare sind, welche diesen schlechten Wärmeleiter bilden, sondern die Luftschichten zwischen ihnen, so würde der Ersatz der Luftschichten durch Wasser, wie er bei einem dauernd im Wasser lebenden Tiere sicher eintreten müßte, diese Wärmeschutzeinrichtung zwecklos machen. Die überraschende Entdeckung bei der Untersuchung der Haut eines Walembryos besteht nun in dem Nachweis von Haarbälgen, also *Haaranlagen*. Wenn wir endlich einen Embryo eines Bartenwales, also eines zahnlosen Wales, untersuchen, so entdecken wir in den Kieferanlagen deutlich vorgebildete *Zähne*. Aber ebenso wie die Anlagen der Hintergliedmaßen und der Haare bilden sich auch die Zahn-

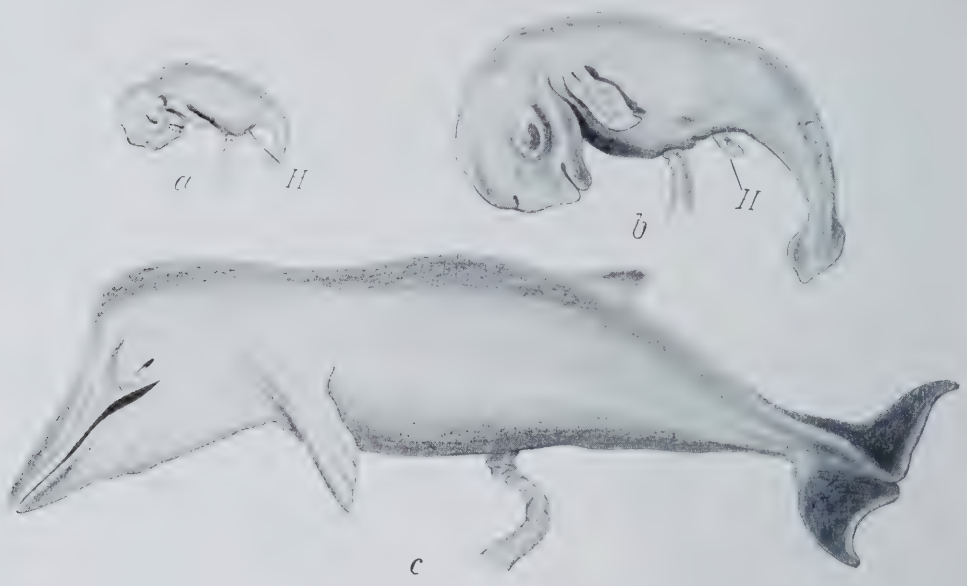


Abb. 99. Drei Delphinkeimlinge verschiedenen Alters; die jüngsten (a und b) mit Anlagen von hinteren Gliedmaßen (H), die beim ältesten wieder verschwunden sind (n. Kükenthal).

anlagen später zurück, liefern also niemals fertige Zähne. Das Vorhandensein dieser drei Anlagen, zusammen mit den anatomischen Merkmalen des ausgebildeten Wales, können wir uns nur durch die Annahme erklären, daß die Wale von vierbeinigen, behaarten und bezahnten Säugetieren abstammen. Die Anlagen der Hintergliedmaßen, der Zähne und der Haare sind *rudimentäre Organe des Embryos*.

Wir haben unsere Betrachtung bisher der Anschaulichkeit halber an einer einzigen Tiergruppe durchgeführt. Die drei Tatsachengruppen aber, welche uns dabei entgegentreten, sind an einer Fülle ähnlicher Erscheinungen des Tier- und Pflanzenreiches zu bestätigen. Was zunächst die *Umbildung vorhandener Organe infolge Funktionswechsels* betrifft, so bietet die vergleichende Anatomie der Wirbeltiergliedmaßen von den Amphibien aufwärts hierfür die schönsten Beispiele (Taf. V). Mag sich die Gliedmaße nun zum Laufen, Springen und Klettern ausbilden, oder mag sie zum Schwimmen — wie beim Wal —, zum Graben

und zum Fliegen eingerichtet werden, stets finden wir die grundlegende Gliederung des Skeletts in Oberarm, Unterarm und Hand, oder in Oberschenkel, Unterschenkel und Fuß. Immer ist ferner an Hand und Fuß jene Dreiheit von Knochen nachweisbar, die wir auch in der Walflosse als Handwurzelknochen, Mittelhandknochen und Fingerknochen fanden. Wohl kann die Zahl der Knochen gewisser Abschnitte reduziert werden, solange aber die Gliedmaße eine Funktion behält, bleibt ihr auch der angedeutete allgemeine Bauplan. Zahlenmäßige Reduktionen zeigen uns oft die Finger- und Zehen- mit ihren zugehörigen Mittelhand- und Mittelfußknochen. Der vierzehige Schweinefuß, bei dem die erste Zehe verkümmert ist, und der zweizehige Rinderfuß, bei dem auch die dritte und fünfte Zehe dasselbe Schicksal erlitten haben, sind Beispiele dafür; und ebenso führt eine Reihe vom fünfzehigen Fuße über den dreizehigen zum einzehigen Pferdefuß. Am Vogelflügel ist die Zahl der Finger bzw. ihrer Mittelhandknochen auf 3 herabgesetzt. Dazu kommen dann Verkürzungen, besonders von Oberarm und Unterarm, bei den zum Schwimmen und Graben dienenden Gliedmaßen (Taf. V), sowie Verlängerungen bei den Lauf- und Springgliedmaßen, vor allem aber bei den Fluggliedmaßen. Man beachte nur die langen Beine der Huftiere, bei denen oft auch die Mittelfußknochen außerordentlich verlängert sind, die Hintergliedmaßen der Känguruhs und Springmäuse, die lange und schmale Vogelhand und endlich den Fledermausflügel mit seinen verlängerten Arm-, Mittelhand- und Fingerknochen (Taf. V). Immer ist es derselbe Grundplan, der an neue Bedürfnisse angepaßt wird.

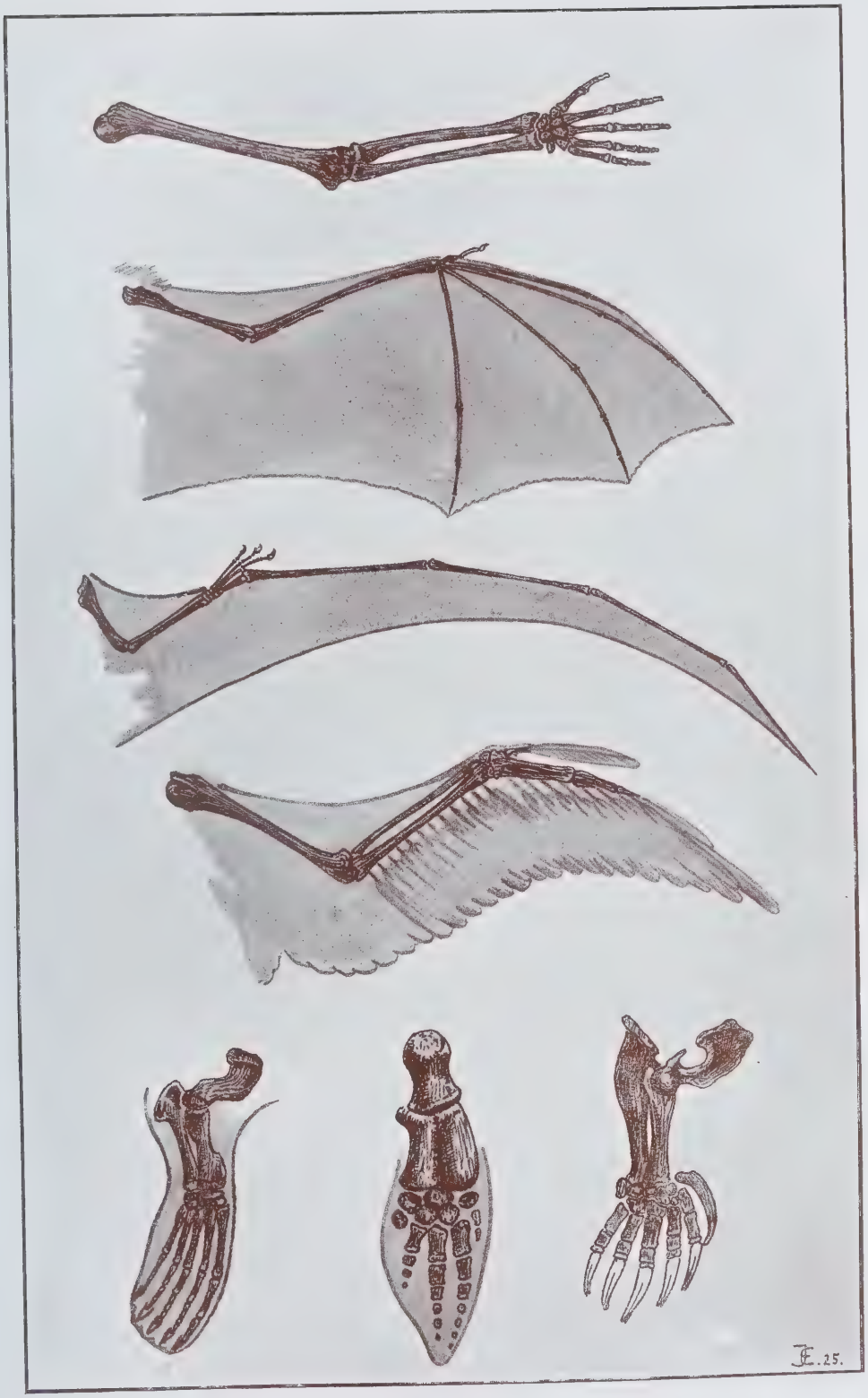
Auch die zweite Tatsachengruppe, die der rudimentären Organe, ist so umfangreich, daß nur wenige Beispiele herausgegriffen werden können. Verkümmerung von Gliedmaßen, wie bei den Walen, weisen die Eidechsen und Schlangen auf. Unsere Blindschleiche ist bekanntlich eine beinlose Eidechse, läßt aber trotzdem am Skelette noch die Reste eines Schultergürtels und eines Beckengürtels erkennen. Einer ihrer Verwandten, der Scheltopusik (Pseudopus apus) besitzt dagegen auch noch rudimentäre Hintergliedmaßen. Bei den Schlangen fehlen nicht nur die Gliedmaßen, sondern auch Schulter- und Beckenknochen ganz. Nur die Riesenschlangen machen eine Ausnahme, indem sie noch Reste eines die Wirbelsäule jedoch nicht mehr erreichenden Beckens und an diesem sogenannte „Afterklauen" als Überbleibsel der Hintergliedmaßen besitzen. Bei den Insekten ist Flügelverkümmerung häufig. Am auffälligsten wird sie in denjenigen Fällen, in denen die Weibchen flügellos, die Männchen aber geflügelt sind, wie bei unseren einheimischen Leuchtkäfern und gewissen Schmetterlingen (Abb. 100). Unnötig werdende Sinnesorgane verkümmern ebenfalls. So geht es mit den Augen von Tieren, welche andauernd im Dunkeln leben. Unser Maulwurf ist ein naheliegendes Beispiel dafür. Noch merkwürdiger ist der Höhlenmolch oder Olm (Proteus anguineus) der Adelsberger Grotten. Ihm fehlen eigentliche Augen ganz, dagegen hat er unter der Haut Anlagen dazu, die nie in Funktion treten. Auch der Zahnverkümmerung begegnet man sehr häufig. So fehlen z. B. die Schneidezähne im Oberkiefer der Rinder. Bekanntlich drücken diese das abzuschneidende Gras mit der Oberlippe gegen die Schneidezähne des Unterkiefers. Das Kalb hat jedoch vor der Geburt Schneidezahnanlagen in beiden Kiefern. Um auch den

Menschen einmal in die Betrachtung hineinzuziehen, sei auf die verkümmerten Ohrmuskeln hingewiesen, auf die rote Hautfalte im Innenwinkel des Auges, die der Nickhaut von Reptilien, Vögeln und Säugetieren entspricht, auf den Blinddarm mit seinem verkümmerten Wurmfortsatz, der bei reinen Pflanzenfressern unter den Säugetieren eine mächtige Entwicklung aufweist. Die Zirbeldrüse oder Epiphyse, ein Auswuchs der Oberseite des Zwischenhirns, sei als letztes

Abb. 100. Männchen und Weibchen des Frostspanners (Cheimatobia boreata), etwas vergrößert. Links ein Fanggürtel (Leimring), verkleinert.

Beispiel erwähnt. Bei den Neunaugen und manchen Reptilien reicht sie beim ausgebildeten Tiere bis zur Haut und steht dort mit einem augenähnlichen Organe in Verbindung, dem sogenannten Scheitelauge oder Parietalauge. Bei den Haifischen ist das Endorgan bereits rückgebildet, bei den Vögeln, bei den Säugetieren und beim Menschen aber erreicht die Hirnausstülpung die Schädeldecke überhaupt nicht mehr und bleibt schließlich unter dem Großhirn versteckt. Damit schließen wir diese kurze Aufzählung von Beispielen rudimentärer Organe bei Tieren und beim Menschen. Von der tatsächlichen Mannigfaltigkeit derselben mag noch die Bemerkung einen Begriff geben, daß Wiedersheim allein beim Menschen nahezu 200 rudimentäre Bildungen unterscheidet.

Wir wenden uns nun zu den Tatsachen, die sich aus der Beobachtung der Einzelentwicklung der Tiere ergeben, zur Ontogenie, wie Haeckel diese Entwicklung im Gegensatz zur Stammesentwicklung oder Phylogenie genannt hat. Bedeutungsvoll ist schon die Tatsache, daß selbst die höchststehenden Organismen sich aus einer einzigen Zelle, der befruchteten oder unbefruchteten Eizelle, entwickeln; denn diese Tatsache ist geeignet, etwaige allgemeine Zweifel an der Möglichkeit einer stammesgeschichtlichen Entwicklung des Tier- und Pflanzenreichs aus einzelligen Vorfahren zu beseitigen. Was wir heute in verhältnismäßig kurzer Zeit sich vor unseren Augen vollziehen sehen, das sollte doch wohl im Laufe un-



Wandlungen in der Ausbildung der Vordergliedmaßen bei verschiedenen Wirbeltieren.

1 Menschlicher Arm. 2 Fledermausflügel. 3 Flügel eines Flugsauriers (Rhamphorhynchus). 4 Vogelflügel. 5 Seehundsflosse. 6 Walflosse (Phocaena). 7 Grabschaufel des Maulwurfs.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

gezählter Jahrmillionen nicht unmöglich gewesen sein. Dazu kommen nun zahllose entwicklungsgeschichtliche Einzeltatsachen, die sich alle nur aus der Abstammungslehre erklären lassen, da es sich um Organisationsmerkmale handelt, welche zu dem Bauplane des heutigen ausgebildeten Organismus gar nicht passen, sondern nur historisch zu erklären sind. Die Zähne, Haare und Anlagen von Hintergliedmaßen bei den Embryonen der Bartenwale zeigten uns das bereits sehr deutlich. Eine große Zahl ähnlicher ontogenetischer Tatsachen hat schon in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts zu der Erkenntnis geführt, daß die ontogenetischen Entwicklungsstufen eines Tieres, wenn wir absehen von den etwaigen besonderen Anpassungen an das Embryonal- oder Larvenleben, eine abgekürzte, oft nur schwach angedeutete Wiederholung von Stadien aus der Phylogenie dieses Tieres darstellen. Ernst Haeckel, dem wir die klare Formulierung des Zusammenhanges verdanken, hat diese Gesetzmäßigkeit als „biogenetisches Gesetz" bezeichnet. Vergegenwärtigen wir uns, daß alle wesentlichen Merkmale einer Generation durch Vermittlung der Keimzellen, aus denen die nächstjüngere Generation hervorgeht, auf diese letztere vererbt werden, so ist es fast selbstverständlich, daß auch die Stufen, durch welche im Laufe der Stammesentwicklung ein bestimmtes Organ hindurchgegangen ist, nicht ohne Wirkung auf die Art und Weise bleiben konnten, wie das Organ sich heute in der Einzelentwicklung bildet. Auch etwaige Umwege, welche die Stammesgeschichte eingeschlagen hat, werden in der Ontogenie erblich fixiert bleiben können.

Ein bedeutungsvolles Beispiel dafür liefern uns merkwürdige, bei den Landwirbeltieren und dem Menschen in der künftigen Halsgegend auftretende Gebilde. Beim Hühnchenembryo z. B. finden wir am dritten Brütetage in der seitlichen Halswand Spalten, welche von außen gegen den Schlund und vom Schlund eher nach außen vordringen (Abb. 101a). Bei den Kiemenatmern unter den Wirbeltieren, wo die gleichen Anlagen auftreten, vereinigen sich die äußeren und inneren Schlundspalten zu durchgehenden Spalten, die beim ausgebildeten Fische oder Kiemenmolch als Kiemenspalten bekannt sind und dazu dienen, den an den stehengebliebenen Wandteilen, den Kiemenbögen, entstandenen Kiemen Atemwasser von der Mundhöhle her zuzuführen. Beim Vogelembryo aber, wo eine solche Verwendung nicht in Frage kommt, unterbleibt der völlige Durchbruch. Nichtsdestoweniger bleibt die Tatsache bestehen, daß der Vogel in seiner Entwicklung einen Anlauf zur Bildung von Kiemenspalten nimmt, ohne daß ein Lebensbedürfnis ihn dazu zwingt. Das gleiche finden wir in der Entwicklung der Reptilien, die heute ebensowenig unmittelbare Veranlassung zur Kiemenspaltenbildung haben, ja selbst der Mensch macht keine Ausnahme von dieser Regel, die nur dadurch verständlich wird, daß wir in den embryonalen Kiemenspalten Reminiszenzen an längstvergangene Perioden der Stammesentwicklung sehen. Die Deutung der Spaltenbildung beim Hühnchenembryo ist für den Kenner der vergleichenden Embryologie schon an sich ganz selbstverständlich und bedarf kaum noch einer Stütze. Aber auch das Blutgefäßsystem zeigt in der Gegend dieser Kiemenspalten vorübergehend einen Aufbau, der völlig sinnlos wäre, wenn wir ihn nicht zur Lebensweise der Vorfahren in Beziehung setzen wollten. Durch die Kiemenbögen verlaufen nämlich vom Herzen her Blutgefäße, welche wie die Kiemenarterien der Fische angeordnet sind, die aber im Verlauf der späteren Ent-

wicklung, ebenso wie die Kiemenspalten und Kiemenbögen, größtenteils rückgebildet werden (Abb. 101b).

Wenden wir uns nun zu der nächsttieferen Klasse der Wirbeltiere, den Amphibien, so bieten uns die Lungenatmer unter ihnen — z. B. die Frösche — das merkwürdige Schauspiel, daß sie in ihrer Jugend wirkliche Kiemenatmer sind und sich auch durch andere Merkmale, vor allem den seitlich abgeplatteten Ruderschwanz dem Leben im Wasser angepaßt haben. Es erhebt sich nun die Frage, ob wir es hier mit besonderen nachträglichen Anpassungen des „Larvenlebens" an das Wasser zu tun haben, oder ob auch hier Erinnerungen an die Vorfahrenorganisation vorliegen. Das letztere ist für den Kiemenspaltenapparat unbedingt zu bejahen, denn er geht aus genau den gleichen Anlagen hervor, wie bei den Fischen. Während das Kiemenspaltenstadium, wie wir sahen, bei den höheren Wirbeltierklassen der Embryonalentwicklung angehört, also einer Zeit, wo das Tier noch als „Keimling" in den Eihüllen oder im mütterlichen Körper ein unselbständiges Dasein führt, ist es bei den Amphibien ein freilebendes Larvenstadium, das dem wirklichen Wasserleben entsprechend, auch tatsächlich Kiemen ausbildet. Nun ist aber für uns noch von Interesse, daß es Amphibien gibt, welche lebendiggebärend sind. Unser allbekannter Feuersalamander z. B. bringt die Jungen erst dann zur Welt, wenn sie bereits mit wohlentwickelten Kiemen versehen sind. Das ist zunächst nichts weiter als ein besonderer Akt der weitergehenden Brutpflege, den wir bereits im Abschnitt über die Fortpflanzung der Tiere betrachtet haben. Das Ei wird einfach bis zu dem Zeitpunkte, wo das junge Tier sonst die Eischale verläßt, im mütterlichen Körper zurückgehalten. Aber dieses Verhalten gewinnt ein höheres Interesse, wenn wir sehen, daß ein naher Verwandter des Feuersalamanders, der schwarze Alpensalamander, seine Jungen gar bis zur Ausbildung von Lungen zurückhält, so daß sie als fertige Lungenatmer zur Welt kommen. Wie aber steht es mit den Kiemen? Nun, das Kiemenstadium fällt keineswegs aus, sondern wird im mütterlichen Körper durchgemacht. Die mächtig entwickelten Kiemen der ungeborenen Larven haben hier sogar eine sekundäre Funktion übernommen, indem sie zur Aufnahme von Nahrung aus dem Frucht-

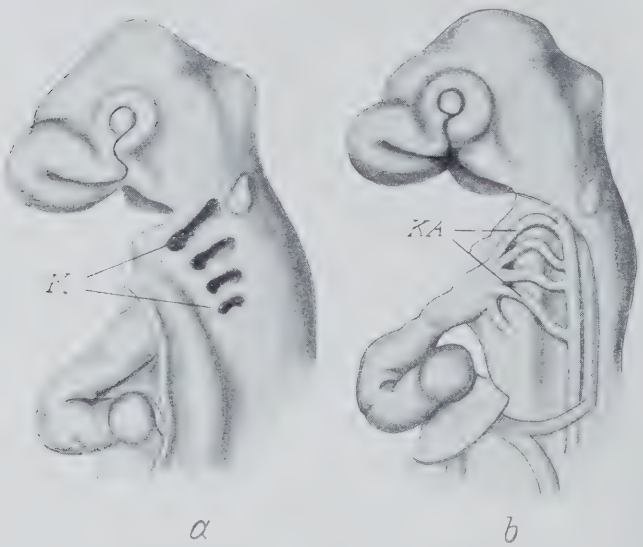


Abb. 101. Kopfende eines Hühnchenembryos. a die Kiemenspalten (K) zeigend, bei b sind durch Entfernung der Haut die Kiemenarterien (KA) freigelegt.

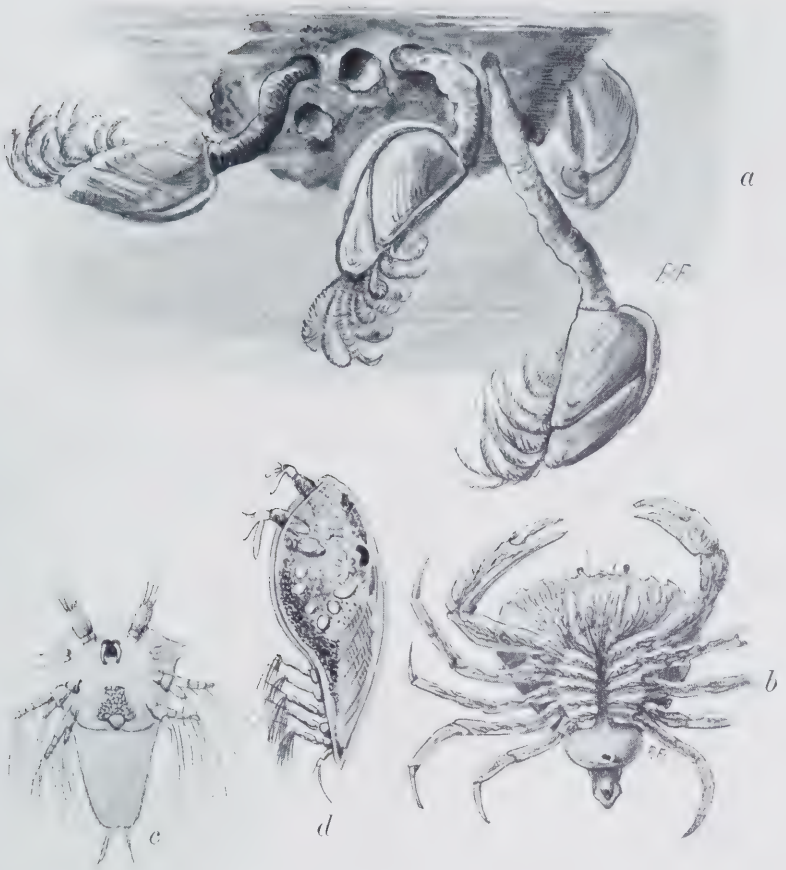


Abb. 102. a Entenmuscheln (Lepas); b sackförmiger Schmarotzerkrebs (Sacculina) am Hinterleib eines Taschenkrebses; c und d zwei freischwimmende Larvenformen von Sacculina (c Nauplius).

halter des Muttertieres dienen, und das ist wohl der Grund, weshalb sie noch nicht als nutzlose Organe in der Rückbildung begriffen sind. Noch lehrreicher gestaltet sich der Vergleich zwischen Feuer- und Alpensalamander, wenn wir die Reihenfolge umkehren, wenn wir sehen, daß der Alpensalamanderembryo durch seine Kiemen auf eine frühere Kiemenatmung hinweist, und wenn wir dann finden, daß diese Kiemenatmung noch heute beim nächstverwandten Feuersalamander besteht. Dann ist dieser Fall ein schönes Beispiel für das biogenetische Gesetz.

Der Begründer der Lehre, welche später von Haeckel als „biogenetisches Gesetz" bezeichnet wurde, war Fritz Müller in seiner 1864 erschienenen Schrift „Für Darwin". Er stützte seine Ansicht hauptsächlich auf die merkwürdigen Larvenstadien der Krebse, die deshalb auch wir noch als letztes Beispiel kurz betrachten wollen. Vor allem machte er darauf aufmerksam, daß bei mehreren niederen Krebsordnungen die verschiedensten Arten in ganz übereinstimmender Gestalt dem Ei entschlüpfen, nämlich als kleine, ungegliederte Larven mit einem einzigen

Stirnauge und drei Gliedmaßenpaaren, von denen die zwei hinteren zweiästige Ruderfüße sind. Bei denjenigen Krebsordnungen aber, deren Junge mit bereits gegliedertem Körper und mit zahlreichen Gliedmaßen aus dem Ei schlüpfen, fehlt jenes Stadium, das man als „Nauplius" (Abb. 102c) bezeichnet, nicht etwa, es wird vielmehr im Ei durchlaufen. Wie verschieden die Tiere, welche sich alle aus einer Naupliusform entwickeln, werden können, sehen wir, wenn wir unsere Abb. 102 betrachten, nämlich 1. eine Entenmuschel (Lepas), einen festsitzenden, gestielten „Rankenfüßer" mit einer muschelähnlichen Schale, und 2. einen sackförmig gestalteten Schmarotzer (Sacculina) an der Unterseite eines Krabbenhinterleibes.

C. Über die Ursachen und den Mechanismus der Artumwandlung.

So gewaltig auch das Material solcher Tatsachen ist, von denen wir glauben, daß sie nur aus der Abstammungslehre heraus begriffen werden können, so mag doch nicht vergessen werden, daß ein unbedingter Beweis für diese Lehre damit nicht erbracht ist, und daß, rein objektiv betrachtet, die Deszendenz, d. h. das Weitergreifen der Artumwandlung über die Grenzen der Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen und Stämme hinaus, trotz aller sie stützenden Tatsachen nicht über den Charakter einer wohlbegründeten Hypothese hinauskommt. Für den Einzelnen freilich, insbesondere für den Forscher, der unter dem unmittelbaren Eindrucke der Tatsachen seiner Wissenschaft steht, kann diese Hypothese mehr werden als eine einfache Annahme zur Erklärung sonst unerklärter Tatsachen, und so ist sie für viele geradezu zum Fundament ihrer Weltanschauung geworden. Auch wir wollen die Deszendenz jetzt wie eine erwiesene Tatsache betrachten, und uns nunmehr der weiteren Frage zuwenden, durch welche Faktoren die Umbildung der Arten und der Aufstieg der Organismen von den einfachsten Formen zu den höchstentwickelten bewirkt sein kann, eine Betrachtung, die sich zunächst an die großen Namen Darwin und Lamarck anknüpfen wird. Dabei wird es jedoch nicht unnötig sein, zu betonen, daß von der Annahme oder Ablehnung des Lamarckismus, Darwinismus usw. die Deszendenzlehre in keiner Weise abhängig ist. Auch Schriftsteller, die sich in neuerer Zeit bewogen fühlten, von einem „Sterbelager des Darwinismus" zu sprechen, müssen anerkennen, daß die Abstammungslehre, auch wenn wir sämtliche Erklärungsversuche als unzulänglich erkennen sollten, ihren hohen Wahrscheinlichkeitswert behält.

1. Lamarcks Theorie.

Die ersten bedeutungsvollen und noch heute von vielen Forschern als brauchbare Prinzipien betrachteten Gedanken zur Deszendenzlehre hat Lamarck entwickelt. Sie können, z. T. mit des Forschers eigenen Worten, in den folgenden Sätzen zusammengefaßt werden. Veränderungen in den Lebensverhältnissen führen für die Tiere Veränderungen in ihren Bedürfnissen herbei, und Veränderungen in den Bedürfnissen ziehen notwendigerweise ebensolche in den Tätigkeiten nach sich. Wenn nun die neuen Bedürfnisse bleibend werden oder lange andauern, so nehmen die Tiere neue Gewohnheiten an, die ebenso dauerhaft sind wie

die Bedürfnisse, die sie haben entstehen lassen. Mit den neuen Gewohnheiten hängt dann der vorzugsweise Gebrauch gewisser Teile zusammen, während andere Teile den Folgen des Nichtgebrauchtwerdens unterliegen. Im ersteren Falle wird der Körperteil gestärkt, vergrößert und entwickelt, der Nichtgebrauch aber macht jedes Organ schwächer und läßt es endlich verschwinden. Man hat, so sagt Lamarck, bisher geglaubt, daß Gestalt und Ausbildungsgrad eines Organs die Gewohnheiten hervorrufen, tatsächlich aber ist es umgekehrt, indem die durch neue Bedürfnisse bedingten neuen Gewohnheiten die Umgestaltung der Organe herbeiführen. „Der Vogel, den das Bedürfnis auf das Wasser zieht, um hier seinen Lebensunterhalt zu suchen, spreizt die Zehen seiner Füße auseinander, wenn er das Wasser schlagen und an dessen Oberfläche schwimmen will. Die Haut, welche diese Zehen an ihrer Basis verbindet, nimmt durch dieses unaufhörlich wiederholte Ausspreizen der Zehen die Gewohnheit an, sich auszudehnen. So sind mit der Zeit die breiten Schwimmhäute entstanden, welche gegenwärtig die Zehen der Enten und Gänse usw. verbinden." „Der Vogel, den hingegen seine Lebensweise gewöhnt, sich auf die Bäume zu setzen, und der von Individuen abstammt, die alle diese Gewohnheit angenommen hatten, besitzt notwendigerweise längere und anders gebaute Zehen. Seine Krallen haben sich mit der Zeit verlängert, zugespitzt und hakenförmig gekrümmt, um die Zweige zu umfassen." Ein anderes Beispiel! Fische, welche durch flaches Wasser gezwungen werden, auf der Seite zu schwimmen, erhalten dadurch das Licht einseitig, und da sie ein besonderes Bedürfnis haben, immer achtsam zu sein auf das, was sich über ihnen befindet, „so hat dieses Bedürfnis eines ihrer Augen gezwungen, seine Lage zu verändern und jene höchst eigentümliche Stellung einzunehmen, welche die Augen der Schollen besitzen". Ferner: Die Giraffe lebt „in Gegenden, wo sie der beinahe immer trockene und kräuterlose Boden zwingt, das Laub der Bäume abzufressen und sich beständig anzustrengen, es zu erreichen. Infolge dieser seit langer Zeit angenommenen Gewohnheit sind die Vorderbeine länger als die Hinterbeine geworden, und ihr Hals hat sich dermaßen verlängert, daß die Giraffe, wenn sie ihren Kopf aufrichtet, eine Höhe von 6 Metern erreicht".

Während es sich bei diesen Beispielen nach Lamarck um die Wirkung des Gebrauchs handelt, führt er als Folgen des Nichtgebrauchs unter anderem das Verschwinden der Gliedmaßen bei den Schlangen, der Zähne bei den Walen, die Verkümmerung der Augen beim Maulwurf und beim Olm an. Von den Bartenwalen bemerkt er, daß Geoffroy Zähne in den Kiefern der Walembryonen entdeckt hat, während er bei den Vögeln die Furche aufgefunden hat, in der die Zähne stehen sollten.

Da die Pflanze nach Lamarcks Auffassung ein wesentlich passives Wesen ist, so versagt bei ihr das Prinzip des Gebrauchs und Nichtgebrauchs oder der „aktiven Anpassung", wie man es auch nennen kann. Hier geschieht nach Lamarck alles „durch die Veränderungen in der Ernährung der Pflanze, in ihrer Absorption und Transpiration, in der Menge der Wärme, des Lichtes, der Luft und der Feuchtigkeit, die sie dann für gewöhnlich erhält, und endlich in der Überlegenheit, welche gewisse Lebensbedingungen über die anderen erlangen können". Lamarck weist darauf hin, wie stark sich z. B. Wiesenpflanzen verändern, wenn

ihre Samen sich an höher gelegenen, womöglich dürren, trockenen, steinigen und den Winden stark ausgesetzten Orten entwickeln.

Indem nun Lamarck annimmt, daß die ganze Mannigfaltigkeit der Welt des Lebenden durch die beiden Faktoren 1. der unmittelbaren Einwirkung der Lebensbedingungen und 2. der Wirkung des Gebrauchs und Nichtgebrauchs hervorgerufen ist, muß er natürlich voraussetzen, daß alle derartigen Eigenschaften bei der Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt werden. Ihm ist diese Erblichkeit so selbstverständlich, daß er ganz kurz über diese Frage hinweggeht, die seit Weismanns kritischen Betrachtungen im letzten Viertel des vergangenen Jahrhunderts zu einer Streitfrage ersten Ranges geworden ist. Wir werden uns noch eingehend mit ihr beschäftigen müssen. Zunächst aber wollen wir uns zur Betrachtung der Darwinschen Erklärungsprinzipien wenden.

2. Darwins Theorie.

Darwins Gedankengang ist grundverschieden von demjenigen Lamarcks. Es wird sich empfehlen, ihn zunächst in der Form kennenzulernen, welche der große Forscher ihm in seinem Hauptwerke über „Die Entstehung der Arten" gegeben hat. Den Ausgangspunkt bildet eine Untersuchung über die Variabilität von Haustieren und Kulturpflanzen und das Verfahren des Züchters, durch viele Generationen hindurch immer die durch ihre Abänderungen den Bedürfnissen oder dem Geschmack des Menschen am besten entsprechenden Individuen bei der Zucht zu bevorzugen. Eines der Darwinschen Beispiele sind die zahlreichen Taubenrassen, die nach ihm alle von der wilden Felsentaube abstammen. Daß wir von der Entstehung der Rassen in den meisten Fällen nichts wissen, erklärt sich Darwin dadurch, daß im allgemeinen nicht große Abweichungen auftraten, sondern kleine, allmählich sich summierende Unterschiede bei der Züchtung benutzt wurden. „Vielleicht hatte der Vorvater der Pfauentaube nur vierzehn ausgebreitete Schwanzfedern, wie sie gegenwärtig der javanische Pfauenschwanz noch hat, oder wie einige Individuen anderer Rassen, bei denen man zuweilen siebzehn Schwanzfedern zählt. Vielleicht blähte der erste Kröpfer seinen Kropf nicht mehr auf, als es jetzt noch die Mövchentaube mit dem obersten Teile ihres Schlundes tut." Dann wendet sich Darwin der Veränderlichkeit der Lebewesen im Naturzustande zu. Er geht aus von den zahllosen, meist geringfügigen individuellen Unterschieden, welche man bei allen Tier- und Pflanzenarten beobachtet. Diese Unterschiede, welche der Systematiker völlig beiseite schiebt, sind nach Darwins Ansicht der Ausgangspunkt für die Bildung von Varietäten. In den Varietäten aber sieht er das Material für werdende Arten. Nachdem er so den Umfang der Variabilität dargelegt hat, kommt er nunmehr auf den eigentlichen Grundgedanken seiner Lehre zu sprechen, auf den Kampf ums Dasein (struggle for life). Darwin ist auf diesen Gedanken bald nach seiner Weltreise im Anschluß an die Lektüre von Malthus „Essay on the principles of population" gekommen, worin dieser Nationalökonom den Grundsatz aufstellt, daß die Menschen die Tendenz haben, sich in geometrischer Progression zu vermehren, während die Unterhaltsmittel nur in arithmetischer Progression wachsen können.

Auch Darwin geht von der hohen Vermehrungsziffer der Organismen aus und schildert nun, wie sich hieraus ein allgemeiner Konkurrenzkampf ergibt, der zu einer enormen Vernichtung besonders jugendlicher und jugendlichster Individuen führt. Aber nicht nur um tatsächlichen Kampf, wie ihn z. B. zwei Wölfe ausfechten, die, von Hunger getrieben, um eine Beute miteinander kämpfen, handelt es sich. Auch „eine Pflanze, die in einer Sandwüste wächst, kämpft für ihr Leben gegen die Dürre". „Eine Pflanze, die jährlich tausend Samenkörner erzeugt, wovon nur ein einziges zur Pflanze wird, kämpft gegen die Pflanzen derselben Art und anderer Arten, die bereits den Boden bedecken." Dieser Konkurrenzkampf führt nun nach Darwins Ansicht zur Ausmerzung des Unbrauchbaren, zur Begünstigung des Brauchbaren und schließlich zum Überleben der Tüchtigsten. Insofern der Kampf ums Dasein also eine Auslese (Selektion) der Tüchtigsten bewirkt, spricht Darwin von einer natürlichen Zuchtwahl (natural selection), im Gegensatz zu der in der Tier- und Pflanzenzucht des Menschen ausgeübten künstlichen Zuchtwahl. Er betont dabei, daß die natürliche Zuchtwahl nicht die Ursache der Variabilität ist, daß sie vielmehr die Variabilität voraussetzt. Darwin macht übrigens selbst darauf aufmerksam, daß der Ausdruck „Selektion" (= Zuchtwahl) nur bildlich zu nehmen ist, ebenso wie der Ausdruck „Kampf ums Dasein", und daß der von Herbert Spencer geprägte Ausdruck „das Überleben der Geeignetsten" den Vorgang objektiv richtiger bezeichnet. Nichtsdestoweniger hat der grundlegende Vergleich mit der künstlichen Zuchtwahl dazu geführt, daß der Darwinsche Ausdruck „Selektion" (= „natürliche Zuchtwahl") der herrschende Ausdruck in der Darstellung darwinistischer Gedankengänge geworden ist.

Wenn nun auch die Selektion nach Darwins eigener Behauptung nichts Neues schafft, so bewirkt sie doch, wenn es sich um eine für die betreffende Tier- oder Pflanzenart lebenswichtige Eigenschaft handelt, im Laufe der Generationen eine solche Steigerung des Ausbildungsgrades, daß das Ergebnis schließlich das Aussehen von etwas Neuem annehmen kann. Stets aber ist dieses scheinbar Neue doch nur die Summe winziger Abweichungen, auf denen nach Darwins Ansicht die ganze Entwicklung des Tier- und Pflanzenreichs basiert. Man kann es auch so ausdrücken, daß man sagt: Die Variationen sind von unbestimmter Richtung und bewegen sich sowohl im Sinne der Steigerung wie auch der Schwächung der einzelnen Eigenschaften; das Eingreifen der Selektion aber hat zur Folge, daß von diesen Variationsrichtungen nur die nützlichen, die lebenswichtigen auf die Veränderung des Artbildes Einfluß gewinnen können, denn alle anderen, oder doch die überwiegende Mehrzahl derselben, werden ausgemerzt, bevor die betreffenden Individuen zur Fortpflanzung gelangen. Der Ausschluß ungeeigneter Individuen von der Fortpflanzung ist also der „springende Punkt" dieses Gedankenganges.

Woher stammen nun aber die Variationen, durch welche Bedingungen werden sie erzeugt? Darwin hat auch über diese Frage eingehende Erwägungen angestellt. Er denkt dabei wie Lamarck an den unmittelbaren Einfluß veränderter Lebensbedingungen. Aber sein Ergebnis ist, daß diese unmittelbare Wirkung bei den Tieren wohl nur sehr gering, bei den Pflanzen

vielleicht etwas größer ist. Varietäten entstehen nach Darwin bei manchen Arten unter ganz gleich bleibenden Bedingungen, während andererseits jedem Naturforscher unzählige Beispiele von Arten bekannt sind, die sich nicht im geringsten verändert haben, obwohl sie „unter den verschiedensten Klimaten leben". „Dergleichen Tatsachen bestimmen mich (Darwin), weniger Gewicht auf den unmittelbaren und bestimmten Einfluß der Lebensbedingungen zu legen, als darauf, daß uns unbekannte Ursachen vorhanden sind, welche Neigung zu Abweichungen bedingen." Auch mit der Frage des Gebrauchs und Nichtgebrauchs, deren Wirkungen in Lamarcks Lehre eine so ausschlaggebende Rolle spielen, beschäftigt sich Darwin eingehend. Er macht darauf aufmerksam, daß nach seinen Untersuchungen „die Flügelknochen der zahmen Ente weniger und die Beinknochen mehr wiegen im Verhältnis zum ganzen Skelett, als dieselben Knochen der wilden Ente" und ihm scheint, „diese Abweichung müsse dem Umstande zugeschrieben werden, daß die zahme Ente weniger fliegt und viel mehr geht als ihre wilde Verwandte". „Ebenso gibt uns die erbliche stärkere Entwicklung der Euter bei Kühen und Ziegen in Ländern, wo sie täglich gemolken werden, verglichen mit dem Zustande dieser Teile in anderen Landstrichen, wo das Melken nicht gebräuchlich ist, ein weiteres Beispiel von den Wirkungen des Gebrauchs." Darwin stimmt insofern mit Lamarck überein, als er die Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch für erblich hält. Auch bei natürlich lebenden Arten findet er wie Lamarck Gebrauch und Nichtgebrauch am Werke, aber er nimmt dabei die Selektion als umbildenden Faktor stark in Anspruch. Dafür ein Beispiel. „Wollaston hat entdeckt, daß 200 Käferarten von den 550, die auf Madeira leben, so mangelhafte Flügel haben, daß sie nicht fliegen können." Darwin erklärt sich das so, daß „während tausender aufeinanderfolgender Generationen jeder Käfer, der am wenigsten flog, entweder, weil seine Flügel schlecht entwickelt waren, oder weil er zu träge dazu war, die beste Aussicht gehabt habe, nicht ins Meer geweht zu werden und also am Leben zu bleiben, und andererseits werden jene Käfer, welche am meisten flogen, auch am meisten ins Meer geweht und vernichtet worden sein".

Darwin hat, wie aus dem Gesagten hervorgeht, Lamarcks Prinzipien nicht ganz abgelehnt, er hat sie vielmehr als Hilfsprinzipien mit benutzt. Die grundlegende Bedeutung für die Umbildung der Arten aber schreibt er der Selektion zu. Sie ist es, die, da nach seiner Ansicht der Variabilität keinerlei Grenzen gezogen sind, das Artbild dauernd im Sinne einer stetigen Vervollkommnung und erhöhten Anpassung an die Lebensverhältnisse zu verschieben bestrebt ist; durch Selektion getrieben, überschreiten die Arten schließlich auch die Grenzen der vom Menschengeist geformten Gattungsbegriffe, sowie der höheren Kategorien des Systems. Selektion bedeutet dauernden Fortschritt im Sinne bestmöglicher Anpassung an die gegebenen Lebensbedingungen, wenn auch dabei in vielen Fällen gar manches Organ unnötig oder gar schädlich und damit zum Untergang verurteilt wird. Was aber Darwin unentschieden läßt, das ist die Herkunft der Variationen, und unerörtert bleibt bei ihm die Frage, wie weit die Variationen erblich sind. Hier setzt, wie wir weiterhin sehen werden, Weismanns und der neueren Vererbungsforscher Arbeit ein.

Nicht unerwähnt darf bleiben, daß Darwin neben der auf allseitige Anpassung abzielenden natürlichen Zuchtwahl noch eine geschlechtliche Zuchtwahl unterscheidet. Bei denjenigen Tieren, welche getrennten Geschlechts sind, und bei denen eine geschlechtliche Vereinigung zum Zwecke der Befruchtung erfolgt, spielt nach Darwin die „Wahl" der Männchen seitens des Weibchens oft eine wichtige Rolle. Auf diesen Einfluß will Darwin die zahlreichen, sonst unverständlich bleibenden Form- und Farbenmerkmale, wodurch die Männchen sich von den Weibchen unterscheiden, zurückführen. Es sei nur auf die Mähne des Löwen, die Schmuckfedern und Schmuckfarben der Vogel- bzw. Schmetterlingsmännchen hingewiesen. Dazu kommen die zahlreichen Waffen, welche im Kampfe der Männchen einer Art mit ihren Nebenbuhlern eine Rolle spielen, und von deren größerer oder geringerer Vortrefflichkeit es nach Darwins Ansicht zu einem guten Teile abhängt, ob der Besitzer dieser Waffen zur Fortpflanzung und somit zur künftigen Beeinflussung des Artbildes gelangt oder nicht.

Wenn wir nun zu der Frage nach der tatsächlichen Bedeutung des Darwinschen Selektionsprinzips Stellung nehmen wollen, so ist zunächst nicht zu leugnen, daß die Selektion sich aus den drei Tatsachen der Variabilität, der Vererbung und der Überproduktion sozusagen als logische Folgerung ergibt, und daß eine natürliche Auslese somit auf keinen Fall geleugnet werden kann. Fraglich ist nur, ob Darwin recht hat mit seiner Annahme, daß die Selektion imstande ist, uns unter Mitwirkung des Lamarckschen Prinzips alle Gestaltungen der Organismen zu erklären, oder gar, daß sie, wie Weismann annimmt, dieses für sich allein vermag. Mit Recht haben zahlreiche Kritiker darauf hingewiesen, daß die Auslese wohl vernichten, aber nichts Neues schaffen kann, daß sie nur wirksam wird, indem sie das Unzweckmäßige von der Fortpflanzung ausschließt, das Zweckmäßige begünstigt und durch Vererbung sich summieren läßt. So wirkt sie regelnd und richtunggebend, aber nicht schaffend, und bedarf dringend der Ergänzung durch Aufdeckung der Quelle für die Variationen, auf welche sie sich stützt.

Ein oft gehörter Einwand gegen die Selektionslehre lautet dahin, daß die kleinsten Variationen, mit deren Summierung Darwin rechnet, in der Regel gar keinen Selektionswert haben können, da sie unmöglich entscheidend sind über Leben und Tod ihres Trägers. Erst eine einigermaßen entwickelte Schwimmhaut wird einem Vogel, der durch die Lebensverhältnisse aufs Wasser gedrängt wird, Vorteile verschaffen, und erst eine vorgeschrittene Angleichung der Färbung an die Umgebung kann als „Schutzfärbung" Nutzen gewähren. Darwin hat jedoch darauf hingewiesen, daß wir die Nützlichkeit gewiß oft nur schwer richtig beurteilen können. Dazu kommt, daß in manchen Fällen die kleinen Abänderungen zunächst wohl ganz andere Vorteile boten als heute das Endergebnis. Einen solchen Funktionswechsel muß man für das Gefieder der Vögel annehmen. Eine Zerschlitzung und ein Lockerwerden der Reptilienschuppen kann bereits in frühen Anfangsstadien der Entwicklung — die wir freilich noch nicht kennen — eine bessere Wärmeersparnis gewährt haben, und im Dienste dieser Funktion kann sich dann die typische Vogelfeder entwickelt haben. Die mehr und mehr erstarkenden Federfahnen der Vordergliedmaßen haben dann vielleicht — wie noch heute bei den Straußen — zuerst als Luftruder beim Laufen gedient oder bei baumbewohnenden Arten als

Fallschirm, bis sich schließlich ein echter Flugapparat gebildet hatte, wie ihn heute unsere Vögel aufweisen.

Eine Schwierigkeit ganz besonderer Art schaffen die sogenannten „morphologischen" Merkmale, das sind Merkmale von meistens auffälliger Konstanz, aber anscheinend ohne Lebenswert für den Organismus und somit ohne „Selektionswert". Beispiele bieten die zahlreichen Blattformen, die nur in einzelnen Fällen als Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse zu erkennen sind, die Beschaffenheit des Blattrandes, die verschiedene Aderung der Blätter, viele Unterschiede im Bauplan der Blüten. Aus dem Tierreich seien genannt: die verschiedene Beschuppung der Fische, der radiäre oder der zweiseitig-symmetrische Bau der verschiedenen Tierstämme u. a. Solche Merkmale scheinen darauf hinzuweisen, daß vieles von dem, was wir heute an den Lebewesen beobachten, lediglich das Ergebnis einer gewissen inneren, von der Außenwelt verhältnismäßig unabhängigen Konstitution ist, deren Wirkung sich in bestimmten Formbildungsgesetzen äußert. Aber solchen konstitutiven Merkmalen stehen zahllose Erscheinungen der Anpassung an die Umwelt gegenüber, für welche bis heute keine bessere Erklärung als durch Darwins Selektionstheorie gefunden wurde.

3. Die neuere Vererbungslehre in ihrer Bedeutung für die Artumbildung.

a) Zellforschung und Vererbung.

Wenn wir uns in die Probleme der Abstammungslehre weiter vertiefen wollen, ist es nötig, die wichtigsten Grundlagen der heutigen Vererbungslehre kennenzulernen, denn Stammesentwicklung und Vererbung sind untrennbare Erscheinungen. Man definiert gewöhnlich Vererbung als die Übertragung der elterlichen Eigenschaften, genauer gesagt: der Anlagen zu diesen Eigenschaften, auf die Nachkommen. Sie findet ihre allgemeinste Erklärung in der Tatsache, daß der Nachkomme ursprünglich — nämlich im Zustande der Keimzelle — ein Teil des elterlichen Körpers ist. Wenn wir von einer Pflanze einen Sproß als Steckling sich bewurzeln lassen, oder wenn wir eine Hydra in zwei Teile zerschneiden, so ist es uns nicht weiter verwunderlich, daß die durch Selbstergänzung (Regeneration) daraus hervorgehenden Individuen den übrigen ihrer Art gleichen. Warum sollte also nicht auch schließlich eine einzige Zelle genügen? Nun ist aber doch zwischen den beiden Fällen ein erheblicher Unterschied. Im ersteren Falle, bei der „vegetativen" Vermehrung, steht meistens eine ganze Anzahl verschiedener Gewebe zur Verfügung, von denen die Regeneration ihren Ausgang nimmt. Im zweiten Falle aber sollen alle diese Gewebe sich erst aus der einen Zelle in der ihrer Art eigentümlichen Weise bilden, und es ist die Frage berechtigt: Wo sind die „Anlagen" dafür zu suchen? Mit anderen Worten: Was wissen wir über die Organisation der Keimzellen?

Zur Beantwortung dieser Frage wollen wir uns zunächst der Tatsache erinnern, daß bei geschlechtlicher Fortpflanzung die Eigenschaften beider Eltern oft in auffallender Weise beim Nachkommen miteinander gemischt sind, was zu dem

selbstverständlichen Schlusse führt, daß die Eizelle die mütterlichen, die Samenzelle die väterlichen Anlagen überträgt. Und wenn wir prüfen, ob einer der beiden Zellen dabei etwa ein Übergewicht zukommt, so stellt sich heraus, daß die „Vererbungskraft" der größeren Eizelle und der winzigen Samenzelle genau die gleiche ist. Daß oft ein Nachkomme ganz der Mutter gleicht, ist kein Gegenbeweis, denn ebensooft kommt die völlige Übereinstimmung mit dem Vater vor. Die nächste Tatsache, welche wir nunmehr brauchen, entnehmen wir der genaueren Beobachtung der Befruchtung, wie wir sie in einem früheren Kapitel kennenlernten. Danach enthält der in die Eizelle eindringende „Kopf" der Samenzelle kaum mehr als den Zellkern, abgesehen von dem wohl als Teilungsapparat aufzufassenden Zentralkörperchen. Wenn danach der Samenkern aller Wahrscheinlichkeit nach als Träger der väterlichen Anlagen anzusehen ist, so ergibt sich aus der äquivalenten „Vererbungskraft" von Ei- und Samenzelle mit ebenso großer Wahrscheinlichkeit, daß der Eikern die mütterlichen Anlagen überträgt. Das Protoplasma der Eizelle kommt bei dieser Auffassung für die Vererbung nicht in Frage, es ist nach ihr kein Anlagenträger, sondern liefert das organische Bildungsmaterial, das die Impulse für seine Entwicklung von dem durch die Kopulation des Ei- und Samenkerns entstandenen Kerne erhält. Aber auch hier hat die Spekulationslust der Vererbungsforscher noch nicht haltgemacht. Da nämlich Eikern und Samenkern annähernd gleich viel Chromatin in Gestalt einer konstanten Zahl von Chromosomen enthalten, so liegt die Annahme nahe, daß in diesen Chromosomen vielleicht die wesentlichen Bestandteile des Zellkerns zu erblicken sind, um so mehr, als die Kernteilungsvorgänge uns ja lehren, mit welcher Sorgfalt das Chromatin durch Längsspaltung der Chromosomen auf die neuen Kerne verteilt wird. Wenn aber die Chromosomen das Wesentliche des Kerns sind, so müssen sie, falls der Kern „Anlagenträger" ist, selbst der Sitz der Anlagen sein. Die Gesamtheit der Anlagen aber pflegt man als die „Erbmasse" der Keimzellen zu bezeichnen. — Daß diese Erbmasse ihren Sitz in den Chromosomen hat, ist durch den soeben durchlaufenen Gedankengang nur wahrscheinlich gemacht, nicht etwa bewiesen. Darum ist es von großem Interesse, daß in der Entdeckung der sogenannten „Geschlechtschromosomen" fast ein zwingender Beweis für diese Anschauung geliefert wurde. Wir erinnern uns aus einem früheren Abschnitt der Feststellung, daß sämtliche Körperzellen eines Individuums eine für die betreffende Art charakteristische Zahl von Chromosomen haben, und daß die reifen Keimzellen infolge der Reduktionsteilung halb so viele Chromosomen enthalten. Diese Angabe muß jetzt etwas ergänzt und berichtigt werden. Tatsächlich haben nämlich die Männchen meistens ein Chromosom weniger als die Weibchen. Bei der weiblichen Feuerwanze z. B. enthalten die Körperzellen 24, die reifen Eizellen 12 Chromosomen. Die Männchen dagegen haben nur 23 Chromosomen in den Zellen ihres Körpers, was zur Folge hat, daß infolge der Reduktionsteilung gleich viele reife Samenzellen mit 11 wie mit 12 Chromosomen entstehen. Nun ist aber die Folge davon doch, daß in den befruchteten Eizellen und somit in den Zellen der daraus entstehenden Individuen entweder 23 oder 24 Chromosomen vorhanden sind. Damit erscheint aber so gut wie bewiesen, daß von der Anwesenheit oder dem Fehlen des zwölften Chromosoms in den Samenzellen das Geschlecht des Nachkommen

abhängt. Da es hier nur darauf ankam, noch eine Stütze für die Chromosomen-Vererbungslehre beizubringen, soll auf das vielbehandelte Thema der Geschlechtsbestimmung nicht weiter eingegangen werden.

Wir werden weiterhin sehen, daß die Hypothese von den Chromosomen als den Trägern der Erbmasse auch mit den Ergebnissen der Mischlingsforschung gut übereinstimmt, so daß auch diese Tatsachen zu einer ausgezeichneten Stütze der Chromosomen-Vererbungslehre werden. Immerhin soll nicht unerwähnt bleiben, daß manche Biologen die Ansicht vertreten, die Keimzelle als Ganzes müsse der Anlagenträger sein. Aber auch in diesem Falle wird man nicht umhin können, sich die abstrakten „Anlagen" an irgendwelche körperliche Gebilde geknüpft zu denken, die insgesamt das bilden, was man Idioplasma (nach Nägeli), Keimplasma (nach Weismann) oder auch Vererbungssubstanz nennt.

Die Entwicklung eines Lebewesens aus der — befruchteten oder unbefruchteten — Keimzelle wird man sich nun so vorstellen müssen, daß die Anlagenkomplexe in den Keimzellen zunächst inaktiv sind. Sobald die Embryonalentwicklung beginnt, werden sie dagegen aktiv, beginnen sich zu „entfalten", d. h. zu zerlegen, und lassen schließlich einen den Eltern gleichenden Organismus entstehen. Nur in den Keimzellen dieses Organismus bleibt die Erbmasse inaktiv, und wir können uns vorstellen, daß sich die Vererbungssubstanz dieser Keimzellen unmittelbar von jener der vorigen Generation ableitet, wofür die frühzeitige Abgliederung der „Urkeimzelle" während der Embryonalentwicklung gewisser Tiere auch einen Anhaltspunkt liefert. Auf diese Weise kommen wir mit Weismann zu der Vorstellung einer „Kontinuität des Keimplasmas" durch die Generationen hindurch. Indem in jeder Generation ein Teil des Keimplasmas zur Entfaltung oder Zerlegung kommt, ein anderer Teil aber sich unter Inaktivbleiben seiner Anlagen vermehrt, werden die Körper der Organismen uns zu vergänglichen Erscheinungsformen, welche dem potentiell unvergänglichen Keimplasma gleichsam entsprießen, wie aus einem unterirdisch dahinwachsenden Rhizome sich alljährlich vergängliche oberirdische Sprosse erheben. Dieser Weismannsche Gedanke steht, wie man leicht erkennt, in innigem Zusammenhange mit seiner Lehre von der potentiellen Unsterblichkeit der Einzelligen, denen noch keine Sonderung von Keimplasmaträger und Körper eigen ist.

b) Angebliche Vererbung erworbener Eigenschaften.

Mit einer so aufgefaßten Vorstellung des Vererbungsvorganges hängt nun aber die Ablehnung einer Vererbung „erworbener" Eigenschaften zusammen, wie sie zuerst Weismann klar formuliert hat. Weismann beschränkt den Begriff „erworbene Eigenschaft" auf solche Merkmale des Körpers, für welche in dem Keimplasma der Keimzelle, welcher der Körper entstammt, noch keine Anlagen vorhanden waren. Es sind also Merkmale, welche dem Organismus lediglich durch die Einflüsse der Außenwelt aufgeprägt werden, sei es, daß sie in Gestalt von Wärme, Kälte, Feuchtigkeit, Trockenheit usw. unmittelbar auf den Organismus wirkt, oder daß sie mittelbar arbeitet, indem sie zu stärkerer Tätigkeit gewisser Organe führt und dadurch diese Organe kräftigt, wie das von der Muskulatur ja allbekannt ist. Man sieht, es sind dies gerade die in Lamarcks

Entwicklungslehre so wichtigen Abänderungen, und so kommt denn Weismann auch zu einer völligen Ablehnung des Lamarckismus. Zu erblichen Abänderungen kommt es nach seiner Anschauung nur dann, wenn der Anlagenkomplex des Keimplasmas verändert wird. Daß aber Veränderungen am Körper als dem entfalteten Anlagenkomplex sich genau korrespondierend auf die Anlagen der Keimzelle übertragen sollen, erschien ihm so wenig vorstellbar, daß er diese Annahme auf Grund seiner Keimplasmalehre glaubte ablehnen zu müssen. Eine kritische Prüfung der angeblichen Fälle von Vererbung erworbener Eigenschaften hat ihn in dieser Ansicht bestärkt. Bis dahin hatte man selbst die Erblichkeit von Verstümmelungen für möglich gehalten. Die hier und da aufgetauchten schwanzlosen Rassen von Katzen usw. hatte man vielfach als Nachkommenschaften von Tieren erklärt, denen der Schwanz im Einzelleben durch äußere Gewalt verloren gegangen war, Vermutungen, die aber in keinem Falle durch Tatsachen belegt worden sind. Überdies hat Weismann, um dieses Märchen aus der Welt zu schaffen, Mäusen durch 22 Generationen hindurch die Schwänze abgeschnitten, ohne bei den Nachkommen auch nur die geringste Schwanzverkürzung zu erzielen. Auch in zahlreichen anderen Fällen konnte Weismann zeigen, daß ein Beweis für die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften durch sie nicht geführt wird. Dafür ein Beispiel. Standfuß und E. Fischer haben durch Einwirkung besonders hoher oder tiefer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen Abänderungen der Färbung und Zeichnung erzielt, und E. Fischer ist es unter anderem gelungen, von der so erhaltenen, sehr dunkel gefärbten Kälteform (Abb. 103) des großen Bärenspinners (Arctia caja) Nachkommen zu erzielen. Tatsächlich waren auch diese bedeutend dunkler gefärbt als die normalen Tiere, wenn auch weniger als die Eltern. Eine Vererbung einer erworbenen Eigenschaft im Weismannschen Sinne ist aber damit nicht bewiesen, denn in der Puppe sind die Keimzellen bereits vorhanden und der Kältereiz hat nicht nur die unfertigen Flügel der elterlichen Puppen, sondern sicherlich auch das Keimplasma erreicht, und so ist der Schein der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft erzeugt. In ähnlicher Weise haben auch fast alle anderen Einwürfe gegen Weismanns Anschauung sich schließlich zugunsten derselben deuten lassen. Dahin gehören auch die Degenerationserscheinungen an Trinkerkindern, für welche man den Alkoholgenuß der Eltern als Ursache ansieht. Auch hier ist die unmittelbare Beeinflussung der Keimzellen durch den im Blute kreisenden Alkohol ein vollkommen ausreichender Erklärungsgrund.

Abb. 103. Deutscher Bär (Arctia caja). a Normalform, b Kälteform.

c) Einige Ergebnisse der Mischlingsforschung.

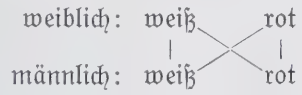
Unser bisheriger Ausgangspunkt war die Zellforschung: der Kernteilungs- und Befruchtungsvorgang. Ihre Ergebnisse sind in schönster Weise verknüpft worden mit der experimentellen Mischlingsforschung. Davon soll nun die Rede sein. Mischlinge, Bastarde oder Hybriden heißen die Nachkommen von zwei Eltern, welche verschiedenen Arten oder Varietäten angehören. Die Befruchtung wird in diesem Falle als „Kreuzung" bezeichnet. Artenkreuzung führt, wie wir schon früher sahen, meistens zu unfruchtbaren Mischlingen oder solchen, deren Fruchtbarkeit geschwächt ist, und in Fällen zu geringer Verwandtschaft der Arten ist sie gar unmöglich. Die Kreuzung von Varietäten jedoch, d. h. von Formen, die nur durch ein Merkmal oder wenige Merkmale verschieden sind, pflegt zu gelingen, und die Mischlinge erweisen sich fruchtbar untereinander. Schon im Jahre 1865 und 1870 hat Gregor Mendel Versuche an Varietäten von Erbsen veröffentlicht, welche, nachdem sie lange Zeit ganz unbeachtet geblieben waren, heute die Grundlage für einen besonderen Zweig der Vererbungswissenschaft bilden. Als im Jahre 1900 de Vries und unabhängig von ihm Correns und Tschermak zu ähnlichen Ergebnissen kamen, zogen sie gleichzeitig Mendels Entdeckungen ans Licht. Die grundlegenden Ergebnisse dieser „Mendelforschung", die heute einen gewaltigen Umfang erreicht hat, mögen zunächst an zwei Beispielen erläutert werden (Taf. VI).

Es gibt von der rotblütigen „Wunderblume" (Mirabilis Jalapa) eine weißblütige Abart. Kreuzt man diese miteinander, so besitzen die Nachkommen rosafarbige Blüten. Züchtet man diese erste Nachkommengeneration (F_1) unter Ausschluß der Elternformen (P) weiter, so erhält man in der nächsten Generation (F_2) außer rosablütigen auch rot- und weißblühende, also „Rückschläge", wie man das früher nannte. Ist die Zahl der Pflanzen groß genug, so erhält man ein gesetzmäßiges Zahlenverhältnis, nämlich weiß : rosa : rot = 1 : 2 : 1. Wenn die Nachkommen dieser drei Gruppen getrennt weitergezüchtet werden, so wechseln die Weiß- oder Rotblüher die Farbe nicht mehr, die Rosablüher aber spalten wieder nach dem Verhältnis 1 : 2 : 1 auf, ein Vorgang, der sich in jeder Generation wiederholt. Man bezeichnet die so nachgewiesene Regel als Mendelsche Spaltungsregel.

Es kann bei einer Varietätenkreuzung aber auch vorkommen, daß die erzielten Mischlinge völlig dem einen der beiden Eltern gleichen. Das sei an der Brennessel Urtica pilulifera (mit scharf gezähnten Blättern) und einer Abart derselben, der Urtica Dodartii (mit nur ganz schwach gezähnten Blättern), erläutert (Taf. VI). Dann unterdrückt das Merkmal der starken Zähnelung das andere völlig, und die Mischlinge (F_1) sehen aus wie Urtica pilulifera. Das erste Merkmal nannte Mendel „dominant", das zweite „rezessiv". Zieht man jedoch Nachkommen der Mischlinge heran (F_2), so zeigt sich, daß die Anlage zu der schwachen Zähnelung doch noch vorhanden war, denn an $^1/_4$ aller Pflanzen tritt nun die Blattform von U. Dodartii auf, während $^3/_4$ wieder aussehen, wie U. pilulifera. Während die ersteren bei Weiterzüchtung sich als die reine, nicht mehr spaltende U. Dodartii erweisen,

ist, wie die folgenden Generationen zeigen, von den genannten $^3/_4$ nur $^1/_4$ reine U. pilulifera; die restlichen $^2/_4$ aber sind Mischlinge, welche nach demselben Gesetz weiter aufspalten. Man erkennt also, daß auch hier das Spaltungsverhältnis 1 : 2 : 1 herrscht, nur mit der Besonderheit, daß das eine Merkmal das andere unterdrückt, so daß die Mischlinge das Aussehen des einen der Eltern haben. Diese Regel hat man deshalb früher wohl als „Dominanzregel" bezeichnet. Doch weiß man heute, daß Bastarde mit intermediären und solche mit dominanten Merkmalen keine grundsätzlichen Gegensätze sind, sondern Übergänge aufweisen. Die Dominanz ist nur ein besonderer Fall der einfachen Mendelspaltung.

Fragen wir uns nun, wie das Spaltungsverhältnis 1 : 2 : 1 zu erklären ist, so reicht dafür eine Annahme aus, die schon Mendel gemacht hat, daß nämlich in den Keimzellen eines Mischlings die Anlagen gar nicht gemischt sind, sondern daß zwei in gleicher Anzahl auftretende Keimzellen mit verschiedener Anlage gebildet werden. Im Falle der Mirabilis Jalapa bildet danach der rosablühende Mischling sowohl Eizellen und Samenzellen (Pollenzellen) mit der Anlage „rot" als auch mit der Anlage „weiß". Die Spaltung tritt also bereits bei der Bildung der Keimzellen ein. Nehmen wir das an, so stehen sich bei der Befruchtung gleich viele weibliche und männliche Keimzellen gegenüber, und zwar immer zur einen Hälfte mit der Anlage „rot", zur anderen mit der Anlage „weiß". Damit ist aber die Wahrscheinlichkeit, daß sich bei der Befruchtung die Kombination weiß-rot (= rosa) bildet, doppelt so groß wie für die Kombinationen weiß-weiß und rot-rot. Das erkennt man deutlich aus dem folgenden, ohne weiteres verständlichen Schema:



Zur weiteren Veranschaulichung denke man sich zahlreiche weiße und rote Kugeln in gleicher Zahl in zwei Behältern gemischt, aus denen wahllos immer je eine Kugel zurzeit herausgenommen wird. Auch dann ist die Wahrscheinlichkeit für die Kombination weiß—rot oder rot—weiß doppelt so groß wie für rot—rot oder weiß—weiß.

Es ist nun möglich, die Mendelsche Spaltungsregel mit den Reifungsvorgängen am Ei und an der Samenzelle und somit auch mit der Chromosomen-Vererbungslehre in Verbindung zu bringen. Wir wissen ja aus einem früheren Abschnitt, daß beide Keimzellarten am Schlusse ihrer Entwicklung eine Reduktionsteilung durchmachen, deren Wesen in einer Halbierung der Chromosomenzahl besteht. Wir erkannten das als eine Vorbereitung zur Befruchtung. Offenbar ist aber hier gleichzeitig eine Gelegenheit zur Verteilung der beiden Anlagen auf verschiedene Keimzellen. Es müßte dann nur ein Mechanismus vorhanden sein, welcher bewirkt, daß das mütterliche Chromosom mit der einen Anlage (rot) und das väterliche mit der zweiten Anlage (weiß) niemals in dieselbe Zelle gelangen. Auch dafür hat die Beobachtung der Reifungsteilungen die mögliche Gelegenheit nachgewiesen. Die schon früher geschilderte feste Anordnung der Chromosomenhälfte in Vierergruppen, die sich dann zunächst in zwei Zweiergruppen zerlegen,

zeigt, daß die Chromosomen in der Kernspindel nicht regellos angeordnet sind. Man kann die Lagerung vielmehr so deuten, daß immer ein väterliches und ein mütterliches Chromosom miteinander gepaart sind. Bei der Reduktionsteilung aber trennen sich die Paarlinge voneinander, um in verschiedene Kerne zu wandern, und somit würden dadurch auch die väterlichen und mütterlichen Anlagen getrennt. Das wird, wenn die beiden Eltern sich in mehreren erblichen Eigenschaften unterscheiden, sehr selten so erfolgen, daß sich schließlich alle väterlichen Anlagen in der einen, alle mütterlichen in der anderen befinden. Wenn aber die beiden Eltern sich nur durch ein Eigenschaftspaar unterscheiden, z. B. die Blütenfarbe bei Mirabilis, so werden diese beiden Anlagen durch den Teilungsmechanismus unfehlbar gesondert. Daß hier eine Reihe von Annahmen vorliegt, darf nicht verkannt werden, doch passen sich die so gedeuteten zytologischen Forschungsergebnisse in schönster Weise denen der Mischlingsforschung an, was für die Wahrscheinlichkeit der Deutung und somit auch für die Wahrscheinlichkeit der Chromosomen-Vererbungslehre spricht.

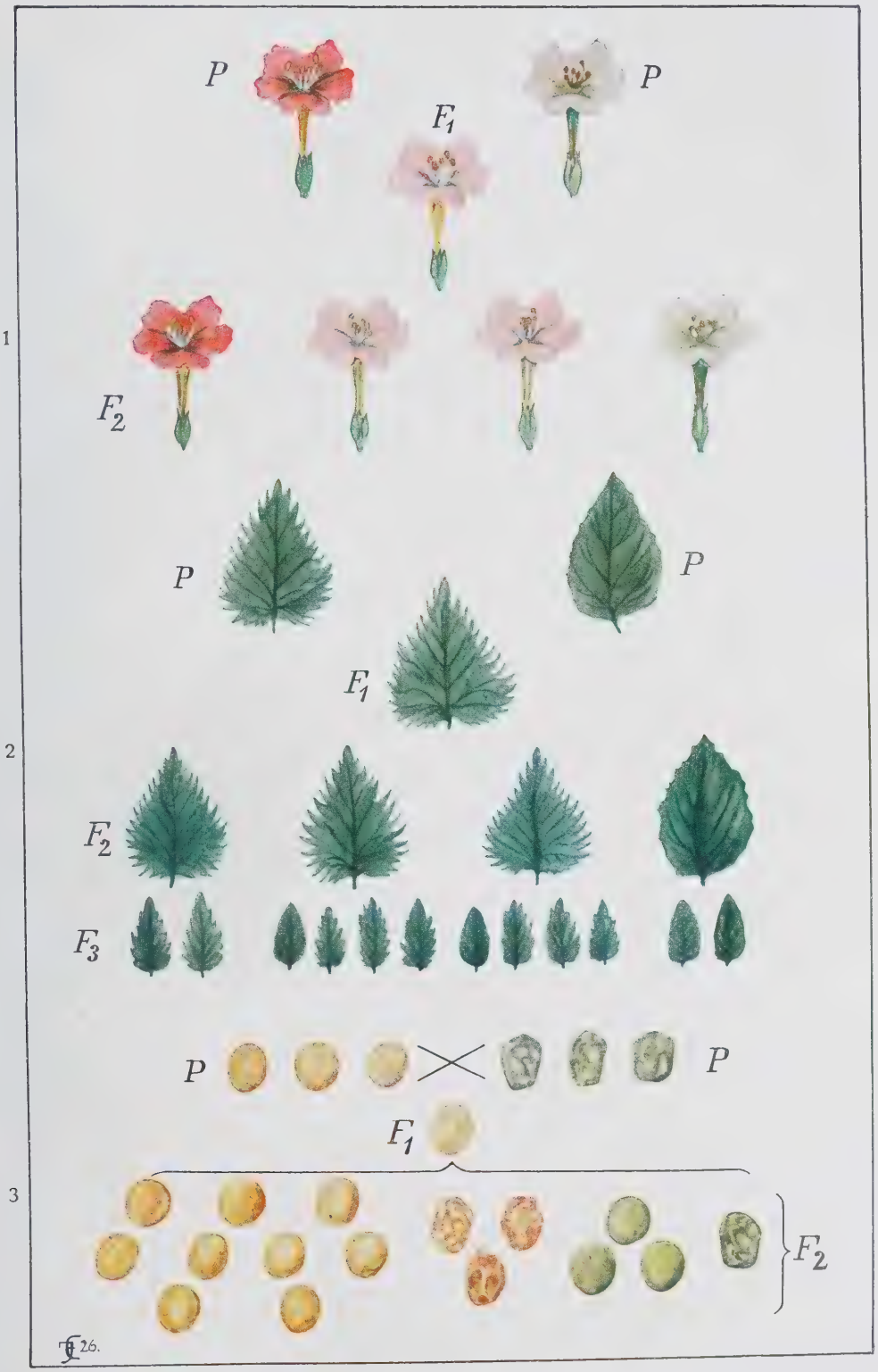
Die beiden Beispiele (Mirabilis und Urtica), die wir bisher unseren Betrachtungen zugrunde legten, bezogen sich auf den Fall, daß sich die zu kreuzenden Formen nur durch ein Merkmalspaar unterscheiden (monohybride Kreuzung). Es ist klar, daß dieser Fall unter den fortdauernd stattfindenden natürlichen Kreuzungen selten sein wird gegenüber dem Falle, daß die Eltern sich durch mehrere bis viele Merkmale unterscheiden. Den einfachsten Fall einer solchen „polyhybriden" Kreuzung wollen wir noch kurz an einem Beispiele, nämlich den von Mendel untersuchten Erbsenmischlingen, kennenlernen (Taf. VI). Dieser einfachste Fall ist die „dihybride" Kreuzung, also Kreuzung bei Vorhandensein von zwei Merkmalspaaren. Mendel benutzte unter anderen zwei Erbsenrassen, von denen die eine gelbe und runde Samen hatte, die andere jedoch grüne und kantige. Durch Kreuzung erhielt er nur Nachkommen (F_1), deren Samen gleichzeitig gelb und rund waren. Gelb—rund dominiert also über grün—kantig. Wir wollen in unserer tabellarischen Darstellung das dominierende Merkmal mit großem, das rezessive mit kleinem Buchstaben bezeichnen. Würden nun die Merkmale Ge und R bzw. gr und k fest miteinander verbunden sein, wie etwa zwei Faktoren zum Produkt, so würden wir die Ergebnisse der Dominanzregel, wie wir sie bei der Brennesselkreuzung erörterten, zu erwarten haben, also das Spaltungsverhältnis 3 : 1. Dem ist aber nicht so, vielmehr erweisen sich die „Faktoren" als selbständig sich kombinierende Merkmale, denn Mendel erhielt das Spaltungsverhältnis 9 Gelb—Rund : 3 Gelb—kantig : 3 grün—Rund : 1 grün—kantig, also 4 verschiedene Mischlingsformen. Die Erklärung dafür ergibt sich aus der folgenden Tabelle:

Eltern (P): | Ge R | und | gr k |

Erste Nachkommengeneration (F_1): | Ge gr R k |, also mit gelben und runden Samen.

Diese Generation F_1 bringt die folgenden Keimzellen hervor:

weibliche: | Ge R | | Ge k | | gr R | | gr k |, männliche: ebenso.



Mischlingsbildung und Spaltung nach dem Mendelschen Gesetze:
1. bei der Wunderblume (Mirabilis Ialapa). 2. bei einer Brenn-Nessel (Urtica pilulifera). 3. bei Erbsen.
Genauere Erklärung im Text.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Die 4×4 Kombinationen dieser Keimzellen in der Generation F_2 sind:

Ge Ge R R	Ge Ge R k	Ge gr R R	Ge gr R k
Ge Ge k R	Ge Ge k k	Ge gr k R	Ge gr k k
gr Ge R R	gr Ge R k	gr gr R R	gr gr R k
gr Ge k R	gr Ge k k	gr gr k R	gr gr k k

Ergebnis: 16 Kombinationen in 4 verschiedenen Erscheinungsformen, und zwar 9 Gelb—Rund[1]), 3 Gelb—kantig[2]), 3 grün—Rund[3]), 1 grün—kantig[4]).

Es ist also anzunehmen, daß die einzelnen „Faktoren" des Merkmals Gelb—Rund und ebenso die des Merkmals grün—kantig bei der Keimzellenbildung unabhängig auf die Keimzellen verteilt werden, sich also wie selbständige Merkmale verhalten und sich später unabhängig miteinander kombinieren. Die Merkmale eines Organismus brauchen also nicht gemeinsam vererbt zu werden, sondern lassen sich durch Kreuzung voneinander trennen. Das ist die zweite Mendelsche Regel, die man die Unabhängigkeitsregel nennen kann.

Lehrreich ist nun noch, die tabellarische Übersicht darauf zu untersuchen, wie das Spaltungsverhältnis sich stellt, wenn man zurzeit nur ein Merkmalspaar berücksichtigt. Dann findet man 12 Gelb : 4 grün bzw. 12 Rund : 4 kantig, also beide Male das Verhältnis 3 : 1 der Dominanzregel. Jedes einzelne Merkmalspaar gehorcht also der allgemeinen Spaltungsregel, die für den Fall der Dominanz durch das Spaltungsverhältnis 3 : 1, sonst aber durch das Verhältnis 1 : 2 : 1 charakterisiert ist.

Wenn sich bei Inbetrachtkommen von 2 Merkmalspaaren bereits 4 verschieden aussehende Individuengruppen der F_2-Generation ergeben, so wird sich ihre Zahl um so mehr erhöhen, je zahlreicher die variierenden Merkmale werden. Das zeigt die folgende Tabelle für den Fall, daß volle Dominanz stattfindet.

Zahl der variierenden Merkmale	Verschiedene Keimzellen in jedem Geschlecht	Anzahl der möglichen Kombinationen	Zahl der äußerlich verschiedenen Gruppen von F_2-Bastarden
1	2	$2^2 = 4$	2
2	$2^2 = 4$	$4^2 = 16$	$2^2 = 4$
3	$2^3 = 8$	$8^2 = 64$	$2^3 = 8$
4	$2^4 = 16$	$16^2 = 256$	$2^4 = 16$
⋮	⋮	⋮	⋮
10	$2^{10} = 1024$	$1024^2 = 1048536$	$2^{10} = 1024$
n	2^n	$(2^n)^2$	2^n

[1]) Nicht unterstrichen. [2]) Einfach unterstrichen.
[3]) Doppelt unterstrichen. [4]) Dreifach unterstrichen.

Bei 10 verschiedenen Merkmalspaaren beträgt die Zahl der verschieden aussehenden Individuengruppen in der zweiten Nachkommengeneration also bereits 1024. Es erhellt daraus, daß die „Mendelforschung" bei zunehmender Zahl von Merkmalspaaren mit immer schwieriger zu übersehenden Verhältnissen zu tun hat. Nichtsdestoweniger ist heute schon erwiesen, daß die Gültigkeit der Mendelschen Regeln für die Übertragung erblicher Eigenschaften sich über das ganze Organismenreich erstreckt, wenn sie auch mancherlei Komplikationen erfahren, auf die wir hier nicht eingehen können. Hervorgehoben sei nur noch, daß ein alter Begriff der früheren Erblichkeitslehre, der „Rückschlag" oder „Atavismus", also das plötzliche Auftreten von Individuen mit Merkmalen aus der Vorfahrenreihe, sich auf Grund der Mendelschen Regeln als das Sichgeltendmachen von bisher unterdrückt gewesenen rezessiven Merkmalen erklärt.

d) Die statistische Untersuchung der Variabilität.

Wir verlassen nun zunächst die Mischlingsforschung, um einen kurzen Blick auf die statistische Untersuchung der Variabilität zu werfen, die ebenfalls zu wichtigen Aufschlüssen über Erblichkeit geführt hat. Es war zuerst Francis Galton, der im letzten Viertel des verflossenen Jahrhunderts nach zahlenmäßig ausdrückbaren Gesetzen der Variabilität suchte. Er säte gemessene Samen der wohlriechenden Platterbse (Lathyrus odoratus) nach Größenklassen geordnet aus und stellte die Größe der Nachkommensamen fest. Dann zeigte sich, daß die Nachkommen aus großen Samen im Durchschnitt übermittelgroße Samen erzeugten, die Nachkommen aus kleinen Samen aber solche, die im Durchschnitt unter dem normalen Mittel standen. Das gleiche Ergebnis erhielt er bei der Untersuchung der Körpergröße bei einem Teile der englischen Bevölkerung. Es fiel ihm dabei aber auf, daß die Nachkommen der aus großen und aus kleinen Samen gezogenen Pflanzen mit ihrem Größenmittel beide zum Mittel der Gesamtheit hinstrebten, daß also Größe und Kleinheit der Nachkommen hinter derjenigen der Eltern zurückblieb. Entsprechendes zeigte sich bei der menschlichen Körpergröße. Galton glaubte ihren „Erblichkeitsgrad" zahlenmäßig zu etwa $^2/_3$ bestimmen zu können. Dieses Gesetz hat man das Galtonsche Regressionsgesetz genannt. Lange Zeit hat man diese Untersuchungen als einen experimentellen Beweis für die Selektionstheorie und ihre Begründung auf die kleinen graduellen Verschiedenheiten der Individuen angesehen. Erst zu Beginn des neuen Jahrhunderts, etwa um dieselbe Zeit, als die Mendelforschung begann, ist das Ergebnis dieser rein statistischen Untersuchungen von dem Kopenhagener Forscher Johannsen einer schärferen Analyse unterworfen worden. Johannsen erkannte, daß das Galtonsche Untersuchungsmaterial ein Gemenge von erblich sehr verschieden veranlagten Individuen war, und er setzte sich zunächst das Ziel, ein derartiges Gemenge, das er eine „Population" nannte, in seine erblich konstanten Bestandteile, die „reinen Linien", zu zerlegen. Schon lange vor Darwins Auftreten hatte der berühmte französische Züchter Louis de Vilmorin empfohlen, bei Zuchten von einzelnen Individuen auszugehen. Dies tat nun auch Johannsen.

Zunächst stellte er mit einem eingekauften Quantum brauner Prinzeßbohnen Versuche nach Galtons Methode an und kam zu den gleichen Ergebnissen. Gleich-

zeitig arbeitete er aber auch in der Weise, daß er die Nachkommenschaften der einzelnen ausgesäten Bohnen, d. h. die geernteten Samen, voneinander völlig getrennt hielt und getrennt auf ihr Gewicht untersuchte. Er kannte also das Gewicht der Mutterbohne und stellte nun auch die Gewichte ihrer sämtlichen Tochterbohnen fest. Da die Bohnen strenge Selbstbefruchter sind, also nur ein Pflanzenindividuum seine Eigenschaften auf die Tochterbohnen hatte vererben können, so hatte er auf diese Weise nur reine Linien erhalten. Wenn er jetzt die Bohnen einer solchen reinen, erblich einheitlichen Nachkommenschaft aussäte, so zeigte sich, daß die kleinen, mittleren und großen Bohnen allesamt Nachkommenschaften von gleichem mittleren Gewicht ergaben, daß also durch Selektion keine Verschiebung des mittleren Gewichts mehr möglich war. Entsprechende Ergebnisse erhielt er auch bei Untersuchungen an der Gerste.

Eine seiner Untersuchungen sei durch ihre wichtigsten Zahlen veranschaulicht. Eine Bohnenaussaat ergab im ganzen 5494 Bohnen, welche einzeln gewogen wurden. Ordnet man sie nach Gewichtsklassen, so ergibt sich die folgende Reihe:

von 100	150	200	250	300	350	400	450	500	550	600	650	700	750	800	850	900 mg
5	8	30	107	263	608	1068	1278	977	622	306	135	52	24	9	2	Stück

D. h. es sind vorhanden: 5 Stück von 100 bis 150 mg Gewicht, 1278 Stück von 450 bis 500 mg usw.

Die meisten Bohnen wogen also 450 bis 500 mg, und das Durchschnittsgewicht der sämtlichen Bohnen liegt auch zwischen 450 und 500 mg. Alle, gemischt gedacht, würden eine Population darstellen.

Nun waren aber diese 5494 Bohnen tatsächlich das Ergebnis einer Ernte, bei der die Nachkommen der einen Saatbohne streng getrennt gehalten wurden von der Nachkommenschaft der anderen. Untersuchte Johannsen jetzt die Variabilität nicht der Gesamtheit der Bohnen, sondern der einzelnen Nachkommenschaften, so konnte er nicht weniger als 19 reine Linien unterscheiden, die er A, B, C ... T nannte. Die Variabilität von 3 solchen reinen Linien zeigt die folgende Tabelle.

Es fanden sich:

	von 100	150	200	250	300	350	400	450	500	550	600	650	700	750	800	850	900 mg	
in Linie B	—	—	—	1	6	19	32	66	88	**100**	90	50	19	1	3	—		Stück
in Linie F	—	—	—	2	8	21	46	**74**	46	28	14	1	1	—	—	—		Stück
in Linie N	1	3	11	22	29	72	**120**	69	23	5	2	—	—	—	—	—		Stück

Man erkennt, daß, wenn von jeder dieser reinen Linien die Variationskurve konstruiert wird, diese Kurven nicht zusammenfallen, sondern z. B. ihren Gipfel teils nach rechts, teils nach links verschoben haben. Die Gipfellage der Kurve für F fällt ungefähr mit derjenigen der Populationskurve zusammen.

Da es nun bei den so erhaltenen 19 reinen Linien nicht mehr gelang, durch Selektion eine Verschiebung des Gipfels der nächsten Nachkommenschaftskurven

zu erzielen, so ist damit gezeigt, daß die Gewichtsschwankungen innerhalb der reinen Linie nicht erblich sind. Diese nicht erbliche, von wechselnden äußeren Einflüssen, wie z. B. verschiedenen Ernährungsbedingungen, verursachte Veränderlichkeit bezeichnet man als fluktuierende Variabilität oder Fluktuation. Für die Selektion, die künstliche wie die natürliche, kann sie, wie man jetzt bestimmt sagen kann, keine Rolle spielen.

Anders steht es natürlich bei Gruppen von Lebewesen, welche wahllos der Natur oder dem Kulturzustand entnommen sind und eine Population von zufälliger und gemischter Zusammensetzung darstellen. Innerhalb dieser kann Selektion erfolgen. Bei Einzelauslese kommt man dann unmittelbar zu reinen Linien. Wählt man aber eine größere Anzahl anscheinend ähnlicher und günstig variierender Individuen aus (Massenauslese), so erhält man in der Regel Gemische reiner Linien. Will man in deren Nachkommen das betreffende Merkmal auf der Höhe erhalten, so muß dauernd weitergezüchtet werden, andernfalls geht das Merkmal durch Kreuzung der Individuen von verschiedener erblicher Anlage im Laufe der Generationen zurück, wie schon Galton durch sein Regressionsgesetz feststellte. Diese Art von Selektion ist aber nichts weiter als eine Begünstigung von gewissen, im Gemische vorhandenen reinen Linien. Sie ist nicht das, was Darwin darunter verstand. Vom züchterischen Standpunkt ist die reine Linie, weil sie erblich konstant ist, dem Gemische also vorzuziehen. Praktisch bereitet ihre Gewinnung aber meistens Schwierigkeiten, da die meisten Organismen Fremdbefruchter sind. Die Lehre von den reinen Linien erklärt es nun auch, weshalb man bei der künstlichen Zuchtwahl über gewisse Grenzen nie hinauszukommen scheint, es sei denn, daß neue Mutationen eintreten. So hat man seit 1850 in der Stachelbeerzüchtung, nachdem man das Fruchtgewicht von 16 auf 60 g gesteigert hatte, keinen Fortschritt mehr erzielt, und beim Zuckergehalt der Zuckerrüben scheint man über durchschnittlich 16% nicht hinauskommen zu können.

e) Die Mutationen.

Nun muß es aber doch, wenn die Artumwandlungslehre richtig ist, Abänderungen geben, welche erblich sind. Was weiß man über diese? Schon lange ist bekannt, daß von Zeit zu Zeit in den Nachkommenschaften von Tieren und Pflanzen sprunghafte Abänderungen auftreten. Auch Darwin behandelt sie bereits, wenn er ihnen auch keine besondere Bedeutung für den Artbildungsprozeß zuschreibt. Als Beispiel sei eine 1791 in Massachusetts entstandene krummbeinige Schafrasse erwähnt, und als pflanzliche Sprungabänderung das geschlitztblättrige Schöllkraut (Chelidonium majus), das 1590 in einem Heidelberger Garten auftrat und von da ab samenbeständig weitergezüchtet wurde (Abb. 104). Auch eine große Zahl von „Gartenformen" unserer Bäume und Sträucher gehört hierher, z. B. die geschlitztblättrigen Formen von Holunder, Eiche, Erle, Hainbuche, Haselnuß oder die rotblättrigen Abarten von Buche, Hasel usw. Auch ist anzunehmen, daß Kulturrassen, wie z. B. unsere Kohlsorten, auf Sprungvariationen zurückzuführen sind. Während man aber anfangs ein gewisses Gewicht auf die Größe des Sprunges legte, ist man davon zurückgekommen. Darum ist auch der Ausdruck

Sprungvariationen nicht besonders glücklich gewählt. Treffender ist schon die Bezeichnung spontane Variationen, weil damit die Bewirkung aus der Erbmasse heraus angedeutet ist. Nachdem aber der holländische Botaniker Hugo de Vries sie 1901 als Grundlagen der Artumwandlung hingestellt und als Mutationen bezeichnet hat, ist dieser Name ziemlich allgemein angenommen worden. Heute liegen die Dinge deshalb so, daß man zwischen nichterblichen Fluktuationen, die oben näher charakterisiert wurden, und erblichen Mutationen unterscheidet. | Ein eigenartiges Schicksal hat es allerdings gefügt, daß das Hauptbeispiel, auf dessen genauere Untersuchung de Vries seine „Mutationstheorie" gegründet hat, wohl

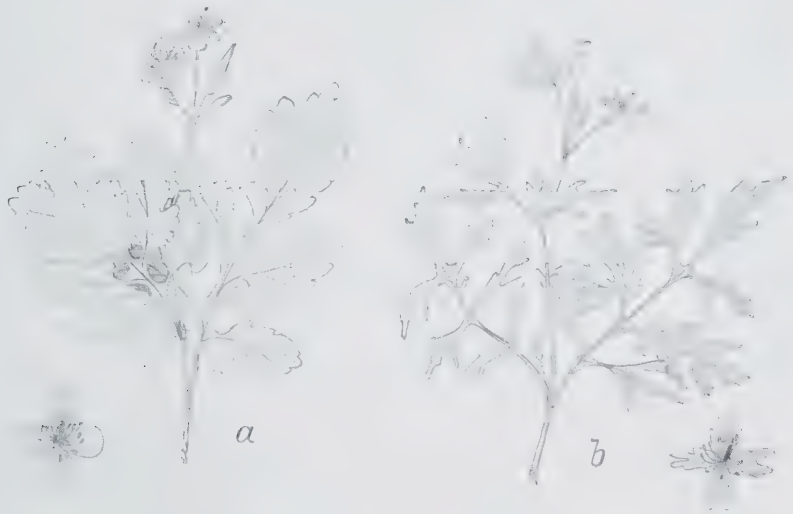


Abb. 104. Das Schöllkraut (Chelidonium majus).
a gewöhnliche Form nebst Blüte, b geschlitztblättrige Form nebst Blüte (n. Lehmann).

nicht recht stichhaltig ist. De Vries ging nämlich von einer amerikanischen Nachtkerzenart, die er in Holland verwildert fand, aus und erhielt, indem er sie durch zahlreiche Generationen hindurch weiter kultivierte, eine ganze Reihe von zum Teil stark voneinander abweichenden Formen mit streng erblichen Merkmalen, die er als Ergebnisse von Mutation betrachtete. Andere Untersucher haben aber bewiesen, daß das Material von de Vries erblich unrein war, und daß es sich mindestens bei einem Teil der als Mutationen angesehenen Veränderungen um Abspaltung von als Anlage schon längst vorhandenen Merkmalen gehandelt hat, also um Mendelsche Bastardspaltung. Das schließt nicht aus, daß tatsächlich auch Mutation mit im Spiele war. Da aber de Vries nicht scharf nach dem Prinzip der reinen Linien gearbeitet hat, sind etwaige Mutationen nicht sicher festgestellt. Neuerdings haben sich unzweifelhafte Mutationen jedoch auch in Kulturen reiner Linien beobachten lassen, so beim Hafer und bei Bohnen. Es kann heute deshalb als erwiesen gelten, daß von Zeit zu Zeit — bei einigen Organismen häufiger und in größerem Umfange, bei anderen seltener — plötzliche erbliche Änderungen von manchmal, aber nicht immer, sprunghafter Stärke auftreten, und, nachdem das neuere Zuchtwahl-

experiment die Fluktuationen als nichterblich erwiesen hat, wird man auf die Mutationen allein die Artumwandlung gründen müssen. Ob freilich die Grenze zwischen Fluktuationen und Mutationen so scharf ist, wie wir sie heute vorläufig, wo unsere Ansichten über diese Dinge erst in der Entwicklung begriffen sind, der Deutlichkeit halber fassen müssen, das muß die Zukunft lehren.

Eine wichtige Frage ist nun noch, aus welchen Ursachen heraus Mutationen entstehen. Eine klare Antwort kann nur das Experiment geben, und so hat eine Reihe von Forschern sich dieser Aufgabe gewidmet. Besonders bemerkenswert sind die Untersuchungen von Tower am Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata). Er hatte zunächst unter 207891 im Freien gesammelten Käfern 9 verschiedene „Abarten" in wechselnder Zahl gefunden, durchschnittlich ein abänderndes Stück auf 1751 normale. Drei von diesen Mutanten zeigt unsere Abb. 105. Er versuchte nun solche Abarten durch Temperaturerhöhung künstlich zu erzeugen. Wenn er Puppen eine Zeitlang der erhöhten Temperatur von 35° aussetzte, so schlüpften Käfer mit zum Teil recht abweichender Färbung und Zeichnung aus. Die Nachkommen glichen aber wieder den gewöhnlichen Koloradokäfern, die „erworbene" Eigenschaft war also nicht vererbt. Setzte er nun aber erwachsene, normal gezeichnete Käfer der hohen Temperatur aus, so hatten die Nachkommen abweichende Zeichnung, die sich auch weiter vererbte, obwohl die Ausgangskäfer nach der Temperaturwirkung keine Spur von Veränderung zeigen. Da nun die Weibchen der Koloradokäfer die Gewohnheit haben, ihre Eier nicht alle auf einmal abzulegen, sondern in Abständen in etwa 5 Portionen, so kam Tower auf den Gedanken, die Käfer nur zeitweilig der hohen Temperatur auszusetzen und sie zum Schluß ihre Eier wieder unter normalen Verhältnissen reifen zu lassen. Das Ergebnis war, daß Eier, welche unter Einwirkung der Hitze gereift waren, abgeänderte Nachkommen lieferten, die anderen aber nicht. Hiermit ist bewiesen, daß die Wirkung extremer Temperatur auf die Eier in einer gewissen Entwicklungsphase die Erbmasse zu verändern, d. h. Mutation zu erzeugen vermag. Wichtig ist dazu noch die Tatsache, daß bei Kreuzung der Wärmeformen mit der Stammform Mendelsche Spaltung beobachtet wurde, woraus ebenfalls hervorgeht, daß die Merkmale der Wärmeformen auf festen Erbeinheiten beruhen.

Abb. 105. Der Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata). Links 3 Mutanten. Rechts die Normalform. Nach Th. Hunt Morgan.

Wir müssen es uns aus Raummangel versagen, auf weitere Beispiele für experimentelle Erzeugung von Mutation einzugehen. Sehr umfangreich ist das Material

bis heute nicht. Aber als erwiesen kann doch gelten, daß mancherlei äußere Einwirkungen imstande sind, nicht nur den Körper zu verändern, sondern gleichzeitig auch die Keimzellen zu erreichen und ihre Erbmasse zu beeinflussen. Um Überführung einer „Umprägung" des Körpers auf die Keimzellen, also um Vererbung einer erworbenen Eigenschaft, handelt es sich dabei aber nicht.

Wie die Einwirkung äußerer Bedingungen, z. B. erhöhter Temperatur, auf die Erbmasse zustande kommt, und in welchen Einzelvorgängen sie verläuft, darüber wissen wir naturgemäß nichts. Weismann hat solche Änderungen der Erbmasse als „induzierte", d. h. von außen herbeigeführte, bezeichnet, im Gegensatze zu den „spontanen", die seiner Meinung nach „von innen heraus" erfolgen. Er hat zur Erklärung der spontanen Abänderungen der Vererbungssubstanz die Hypothese der Germinalselektion (Keimesselektion) aufgestellt, veranlaßt durch Gedanken von Wilhelm Roux, der die Darwinsche Vorstellung des Daseinskampfes innerhalb der Individuengruppen auf die Teile des Organismus übertrug, indem er von einem „Kampf der Teile im Organismus" sprach. Dieser Gedanke ist am einfachsten erläutert, wenn man sich vorstellt, daß jedes Gewebe oder Organ eines Körpers ein gewisses Assimilationsbedürfnis besitzt, daß die Teile trotz allen harmonischen Zusammenwirkens dort auch, um einen bildlichen Ausdruck anzuwenden, einen gewissen „Egoismus" besitzen, den Trieb, für sich selbst zu sorgen. Und so kann ein kräftig benutztes Organ, dessen Assimilationsbedürfnis erhöht ist, einem anderen, weniger gebrauchten, Nahrung vorenthalten, die dem letzteren im Falle gleicher Bedingungen zufließen würde. Weismann hat nun diese Vorstellung auf die Vererbungssubstanz, das Keimplasma, übertragen und hat einen Kampf der Teile im Keimplasma oder eine Germinalselektion angenommen. Ohne näher auf die Weismannsche Hypothese einzugehen, läßt sich aber doch wohl so viel sagen, daß letzten Endes, die Richtigkeit von Weismanns Vorstellungen vorausgesetzt, der erste Anstoß für die so erzielten Keimplasmaänderungen doch wohl von außen kommen muß. Dann aber ist der Unterschied zwischen induzierten und spontanen Abänderungen des Keimplasmas verwischt, was nur vorteilhaft erscheinen kann, denn nun erst erscheinen alle, auch die sogenannten „spontanen" Änderungen experimentell, also objektiv, erforschbar.

Es gibt freilich noch eine andere Vorstellung, welche sich die Organismen, die ja als Individuen eine deutliche Zielstrebigkeit zeigen, auch, geschichtlich betrachtet, als zielstrebige Wesen denkt. Danach würde die Vererbungssubstanz rein aus sich heraus Neues zu schaffen vermögen und die Entwicklung der Arten weitertreiben. Der Botaniker Carl v. Nägeli hat ähnliche Ansichten vertreten. Wir hätten es dann wirklich mit „spontanen" Abänderungen, also mit rein von innen heraus begründeten Mutationen zu tun. Eine solche Annahme entzieht sich aber vollständig der experimentellen Nachprüfung und führt zum Vitalismus, während, wie an anderer Stelle gezeigt wurde, unser Forschen, also das Feststellen von Tatsachen, die mechanistische Auffassung zur Voraussetzung hat.

f) Zusammenfassung über Erblichkeit.

Es wird sich jetzt empfehlen, die Hauptergebnisse unserer Betrachtungen über die neuere Erblichkeitsforschung kurz zusammenzufassen und durch einige Definitionen zu ergänzen. Da ist zunächst hervorzuheben, daß durch die „Mendelforschung" ein hoher Grad von Selbständigkeit der einzelnen erblichen Merkmale erwiesen ist, eine Selbständigkeit, die wir natürlich auch den diesen Merkmalen zugrunde liegenden Anlagen zuschreiben müssen. Mit Johannsen wollen wir diese „Erbeinheiten" als Gene bezeichnen, und die Gesamtheit der Gene oder ihrer Auswirkungen kann man, ebenfalls nach Johannsen, als den Genotypus bezeichnen. Als den Sitz der Gene betrachtet man die Chromosomen. Der Genotypus oder das Erbbild eines Individuums, von größter Bedeutung für die Nachkommenschaft, ist oft wesentlich verschieden von dem Erscheinungsbild oder Phänotypus, denn in diesem Erscheinungsbilde brauchen bei weitem nicht alle erbbildlichen Elemente verwirklicht zu sein, wie die Dominanz der Merkmale beweist. Auch kommen die das Erbbild gleichsam fälschenden, nicht erblichen Wirkungen der Umwelt auf den Körper hinzu (Fluktuationen). Analysieren läßt sich der Genotypus nur durch Weiterzüchtung mit Einzelauslese sowie durch Kreuzung. Von Kreuzung können wir, indem wir den Begriff erweitern, in allen Fällen sprechen, wo zwei Keimzellen von verschiedenem Genotypus verschmelzen. Daraus entsteht dann ein Verschmelzungsprodukt (Zygote) von gemischtem erblichen Charakter, das man Heterozygote nennt, im Gegensatz zur genotypisch einheitlichen Homozygote. Während man im Anschluß an die Mendelsche Unterscheidung von Merkmalspaaren, z. B. runde und kantige Form, gelbe und grüne Farbe der Erbsen, geneigt war, für jedes Einzelmerkmal ein besonderes Gen anzunehmen, hat Bateson gezeigt, daß die Annahme eines Erbfaktors genügt. So nimmt er bezüglich der Erbsen an, daß die Anwesenheit eines gewissen Faktors der Erbmasse die Erbsen gelb macht, während sein Fehlen bewirkt, daß sie grün bleiben. Er neigt dazu, sich die Reaktion „gelb" durch ein Ferment hervorgebracht zu denken. Die Fähigkeit oder Unfähigkeit, dieses Ferment zu erzeugen, wäre dann das eigentlich Unterscheidende für die beiden Erbmassen, und es genügt natürlich, für die Fähigkeit der Erzeugung ein einziges Bestimmungsstück (Gen) in der Erbmasse anzunehmen. Man erkennt hieraus, wie die Erblichkeitslehre von der rein morphologischen Betrachtung der „Eigenschaften" oder „Merkmale" sich abwendet und zu den physiologischen Ursachen vorzudringen bestrebt ist. In die gleiche Richtung physiologischer Betrachtung weist auch Johannsens Definition einer Eigenschaft als einer Reaktion der erblichen Anlage oder „inneren Konstitution" auf die wechselnden Faktoren der Umwelt. Der beschränkte Raum verbietet es jedoch, näher auf solche Gedanken einzugehen.

4. Vererbungsforschung und Selektionslehre.

Nachdem wir von den wichtigsten Ergebnissen der neueren Vererbungslehre Kenntnis genommen haben, bleibt noch die Frage zu erörtern, welche Schlußfolgerungen sich daraus für die Lamarcksche Lehre und die Darwinsche Selektions-

lehre ergeben. Was erstere betrifft, so genügt ein Hinweis auf Johannsens strenge Unterscheidung von Phänotypus und Genotypus, um zu zeigen, daß die neueren Erfahrungen der experimentellen Forschung durchaus für Weismanns Annahme von der Nichtvererbbarkeit erworbener Eigenschaften sprechen. Damit wird aber die Lamarcksche Lehre offenbar hinfällig. Anders steht es mit der Selektion. Wie schon früher gesagt wurde, ergibt sich die Selektion als notwendige Folge aus den drei Tatsachen: Kampf ums Dasein, Variabilität und Vererbung. Wenn bezüglich der Selektion etwas zweifelhaft blieb, so war es lediglich ihr Wirkungsgrad, und wie verschieden die Ansichten in dieser Beziehung waren und sind, das erhellt daraus, daß August Weismann das Wort von der „Allmacht" der Selektion prägte, Herbert Spencer jedoch die „Ohnmacht" der Naturzüchtung proklamierte.

Die Ergebnisse der experimentellen Vererbungsforschung aber geben keinerlei Anlaß, die Selektion zu verwerfen. Während man nämlich früher meinte, daß ganz allgemein eine bei einzelnen Individuen aufgetretene neue erbliche Eigenschaft in Gefahr sei, durch Kreuzung mit nicht abgeänderten Individuen ausgelöscht zu werden, wissen wir heute, daß das in allen Fällen, die den Mendelschen Regeln gehorchen, nicht der Fall ist, denn spätestens in der zweiten Nachkommengeneration muß sie, falls die Zahl der Nachkommen nicht gar zu klein ist, infolge der „Mendelspaltung" wieder auftreten. Und, wenn die Erwerbung einer neuen erblichen Anlage oder der Verlust einer alten die Anpassung der betreffenden Individuen an die Lebensverhältnisse merklich vermindert, so wird eine solche Varietät erhöhte Aussicht auf Vernichtung haben, während eine neue, günstige Anlage die Erhaltung begünstigen wird. Als unrichtig hat sich aber die Auffassung Darwins erwiesen, daß die Stammesentwicklung durch Summierung aller kleinsten Abänderungen zustande kommt, auch derjenigen, die man heute als nicht erbliche Fluktuationen erkannt hat. Was als Grundlage für die Naturzüchtung bleibt, sind nur noch die ursprünglich nicht scharf von den Fluktuationen unterschiedenen Mutationen. Auf sie muß also wohl oder übel heute die Artumbildung aufgebaut werden. Darwin und seine nächsten Nachfolger konnten sich in Ermangelung fester Vererbungsgesetze noch berechtigt fühlen, auch die hin und her schwankenden Variationen als Grundlage zu benutzen. Heute aber wissen wir, daß der Spielraum für die Naturzüchtung streng begrenzt ist durch die Variationsgesetze. So hat sich die geniale Darwinsche Selektionslehre gewisse Einschränkungen gefallen lassen müssen. Wir können uns aber den Worten anschließen, mit denen R. Hesse in seinem lesenswerten Werkchen „Abstammungslehre und Darwinismus" seine Betrachtung des Darwinismus schließt: „Was man auch noch für Fortschritte in der Erklärung der Artenentstehung machen wird, von der natürlichen Zuchtwahl wird man niemals absehen können."

5. Kreuzungsverhinderung als Hilfsmittel der Artumwandlung.

Variabilität, Vererbung und Selektion sind danach sicherlich die bleibenden Grundtatsachen für eine jede Entwicklungslehre. Mutation, d. h. Abänderung der Erbmasse unter bestimmten, bis jetzt noch wenig bekannten Einflüssen, schafft

neue Anlagen oder Gene. Amphimixis, d. h. Anlagenmischung bei der Verschmelzung der Keimzellen, sorgt für Erhöhung der Mannigfaltigkeit der Anlagenkombination. Aber zu diesen Grundpfeilern der Entwicklung kommt noch ein weiterer Faktor hinzu, auf den wir nun noch kurz eingehen müssen, nämlich die Verhinderung der Kreuzung durch Isolierung. Während nämlich einerseits die Kreuzung zwischen voneinander abweichenden Organismenformen zu Neukombinationen von Anlagen bzw. Eigenschaften führen kann, besteht andererseits bei andauernder allgemeiner geschlechtlicher Vermischung innerhalb einer Gruppe von Individuen die Möglichkeit, daß vorhandene Unterschiede im Laufe der Generationen wieder ausgeglichen werden, wenn auch, wie soeben erörtert wurde, diese Gefahr früher stark überschätzt wurde. Denken wir uns nun aber, eine Anzahl von Individuen einer Art werde etwa von einem Kontinente nach einer fernen ozeanischen Insel verschlagen; in diesem Falle werden etwaige erbliche Unterschiede, in denen sich diese Individuen von den auf dem Kontinente zurückgebliebenen unterscheiden, mit größerer Sicherheit bestehen bleiben, als wenn ihre Träger nicht von ihren kontinentalen Verwandten isoliert worden wären. Sind dann die Lebensbedingungen auf jener Insel abweichende, so können vielleicht sogar die von ihnen ausgehenden Reize neue erbliche Abänderungen (Mutationen) in der Erbmasse ihrer Nachkommen erzeugen. Sind weiterhin sogar die Bedingungen verschiedener Gegenden der Insel oder Inselgruppe wechselnd, so können solche Mutationen das Material für einen Auslesevorgang liefern, der zu einer weitgehenden Spaltung der betreffenden Art führt. So etwa haben wir uns wohl, um ein Beispiel zu nennen, die etwa 200 Schneckenarten aus der Gattung Achatinella entstanden zu denken, die man heute mit etwa 600—700 Varietäten im Hawaiarchipel findet. Selbstverständlich kann eine derartige räumliche Sonderung (Isolierung) außer durch Verschleppung oder Verschlagenwerden auch durch aktive Wanderung erreicht werden.

Es sind aber noch andere Möglichkeiten denkbar, wie Kreuzung verhindert werden kann. Setzen wir nur einmal den Fall, in einer Tierart erwache ein Teil der Individuen aus örtlichen Gründen später aus dem Winterschlafe als die Hauptmasse der Artangehörigen, und die Fortpflanzung trete auch demgemäß später ein. Wenn dann nachträglich bei dieser Gruppe sich irgendwelche anderen Merkmale einstellen, so werden sie, da die Kreuzung mit der unveränderten Stammart unmöglich ist, sich erhalten können. Vielleicht ist etwa in dieser Weise die Tatsache des Nebeneinanderlebens von unseren drei gewöhnlichen Froscharten — Grasfrosch, Moorfrosch und Wasserfrosch — zu erklären, denn die Fortpflanzungszeit des Grasfrosches fällt in die Mitte des März, die des Moosfrosches 2—3 Wochen, und die des Wasserfrosches gar 2 Monate später. Schließlich können aber auch erbliche Verschiedenheiten im Bau der Fortpflanzungsorgane die Ursache dafür werden, daß Kreuzung unmöglich ist, und in allen diesen und ähnlichen Fällen wird die Bildung neuer Varietäten und Arten begünstigt sein.

D. Vom Ursprung des Lebens.

Unsere Betrachtungen über Umbildung der Arten erfordern noch eine wichtige Ergänzung, nämlich den Versuch einer Antwort auf die Frage nach der Herkunft des Lebens. Einmal stoßen wir ja schließlich bei allen unseren Vorstellungen von der Welt auf letzte Fragen, wo wir bekennen müssen, daß der Menschengeist mit seinem Kausalbedürfnis ratlos vor ihnen stehen bleibt, und wo das Menschengemüt sich im Glauben die Ergänzung des fehlenden Wissens schafft.

Aber es liegt in der Natur unseres Geistes, daß wir diese letzten Fragen hinauszuschieben streben, und so ist auch auf die Frage nach dem Ursprung des Lebens nach einer naturwissenschaftlich annehmbaren Antwort gesucht worden. Diese Antwort ist die Lehre von der Urzeugung. Danach sollen zu einer Zeit, wo die sinkende Temperatur unserer nach der Kant-Laplaceschen Lehre aus einem glühenden Gasball hervorgegangenen Erde es gestattete, immer komplizierter werdende organische Verbindungen sich gebildet haben, bis schließlich — wesentlich aus einem Gemische von Eiweißstoffen — sich die erste lebendige Substanz aufbaute, die sich von den sie zusammensetzenden chemischen Verbindungen durch jene Merkmale unterschied, die wir auch heute an den niedersten Lebewesen wahrnehmen und über welche in den ersten biologischen Abschnitten dieses Werkes berichtet ist. An eine „elternlose" Entstehung einer Zelle, und sei es die einfachste Form, die wir zu entdecken vermögen — etwa ein einfachster Spaltpilz — kann allerdings heute nicht mehr gedacht werden. Die noch um die Mitte des vorigen Jahrhunderts für möglich gehaltene Urzeugung von Bakterien und Hefepilzen ist durch die berühmten Pasteurschen Versuche, die er im Jahre 1862 unter dem Titel „Über die in der Atmosphäre vorhandenen organisierten Körperchen" bekannt gab, endgültig widerlegt. Kein niederer Organismus unserer heutigen Lebewelt entsteht durch Urzeugung. Aber, es hieße die Tragweite von Pasteurs Nachweis überschätzen, wollte man es damit als erwiesen ansehen, daß Urzeugung überhaupt unmöglich sei. Heute, wo uns die verfeinerten neueren Untersuchungsmethoden eine überraschende Kompliziertheit im Bau der Zelle enthüllt haben, ist der Gedanke einer elternlosen Entstehung einzelliger Organismen als gänzlich widersinnig zu bezeichnen. Aber es bleibt doch die Möglichkeit bestehen, daß die Zellen sich aus einfacheren Vorstufen entwickelt haben, daß sie aus diesen Vorstufen vielleicht auf ähnliche Weise entstanden sind, wie wir die vielzelligen Organismen aus einzelligen durch Koloniebildung abzuleiten suchen. Nägeli hat solch einen hypothetischen Urorganismus ein „Probion" genannt. Gäbe es heute noch solche Probien, so würden sie sich bei ultramikroskopischer Beobachtung bemerkbar machen müssen, da bei dieser Methode die Sichtbarkeitsgrenze bereits auf $^5/_{1000000}$ mm herabgedrückt ist. Wir müssen deshalb annehmen, daß die heutigen Temperaturverhältnisse des Erdballs keine Erzeugung von Probien gestatten, was aber nicht besagt, daß nicht in längst vergangenen Zeiten die Verhältnisse für die Urzeugung günstiger waren. Da die Eiweißstoffe, die wir heute in den Organismen beobachten, bereits bei + 70° C gerinnen, teilweise sogar noch früher, so dürfen wir annehmen, daß erst nach Abkühlung der Erdrinde unter 70° das Leben auf der

Erde möglich wurde. Die seitdem verflossene Zeitspanne, so riesenhaft sie uns schnell vergänglichen Erdbewohnern auch erscheinen mag, ist selbst nur wieder ein kleiner Bruchteil jener Riesenzeiten, die verflossen sind, seit die Erde sich vielleicht als glühender Gasball aus der großen rotierenden Gasmasse des künftigen — nämlich des heutigen — Sonnensystems herauslöste.

Es wäre nun aber eine große Selbsttäuschung, wenn wir, die Richtigkeit der Probienlehre vorausgesetzt, damit das Rätsel des Lebens gelöst glauben wollten, denn eine Ableitung der Organismen aus der unorganischen Materie würde letzten Endes bedeuten, daß wir auch die Elemente des Menschengeistes schon im Unorganischen suchen müßten, vielleicht nicht im heutigen Bereich des Unorganischen, wohl aber in jenem hypothetischen Gasball oder glutflüssigen Ball, als welchen Kants und Laplaces Hypothese unsere Erde ihr Eigenleben beginnen läßt. So führen die Konsequenzen der Urzeugungslehre uns immer weiter hinein in das Gebiet der Naturphilosophie und des Glaubens. Und, wenn heute die modernen Fernrohre uns in den Spiralnebeln aller Wahrscheinlichkeit nach werdende Sonnensysteme zeigen, wie auch unser Sonnensystem einst war, wenn wir erkaltende und erkaltete Gestirne im Weltenraume finden, so drängt sich die Vorstellung auf, daß das Leben doch wohl nicht unserer Erde eigentümlich sein kann, daß das Leben, welches wir beobachten, nur ein winziger Bruchteil des Gesamtlebens im Weltall ist, wo das Leben keimt, sich entfaltet und vergeht, wie es auch auf der Erde einst keimte, sich entfaltete und wieder vergehen wird. Dann kann uns auch wohl die Vorstellung von der Ewigkeit des Lebens kommen, nicht im Sinne einer Ewigkeit des Organismenlebens auf einer jener Inseln des Weltalls, die wir Gestirne nennen, sondern im Sinne einer Ewigkeit des Weltenlebens.

* * *

Zweiter Teil

Die Entwicklung der Pflanzenwelt

Grundzüge der Paläobotanik

Von Prof. Dr. W. Gothan

Gliederung des zweiten Teiles

Seite

I. Die Erhaltung der Pflanzenwelt früherer geologischer Perioden 207

II. Die Entwicklung der Pflanzenwelt in den verschiedenen Erdepochen 208

A. Die Algenzeit 211
B. Die Zeit der ersten bekannten Landpflanzen . . 211
C. Die Zeit der Pteridophyten oder farnartigen Gewächse 213
D. Die Zeit der Nacktsamer oder Gymnospermen . . 225
E. Die Zeit der Bedecktsamer oder Angiospermen . . 233

III. Schlußwort 243

I. Die Erhaltung der Pflanzenwelt früherer geologischer Perioden.

Die gewöhnliche und am meisten in die Augen fallende Form der Spuren der ehemaligen Pflanzenwelt sind die sogenannten Pflanzen*abdrücke*, wie sie sich in Menge in der Steinkohlenformation, in der Braunkohlenformation, aber auch in älteren und jüngeren Schichten überhaupt vorfinden. Sie liegen meist schwarz auf hellerem Grund, und die Gesteine, die sie enthalten, sind meistens Schiefer, seltener gröbere Sandsteine. In den schwarzen *Abdrücken* (Tafel VII) handelt es sich in Wirklichkeit um eine feine Schicht Kohle, die dem Gestein aufliegt, und die in Wirklichkeit die ehemalige Pflanze selbst darstellt, jetzt allerdings in Kohle verwandelt. Von „Abdrücken" dürfte man daher eigentlich nur reden, wenn die Oberflächenstruktur der Pflanzenteile im Gestein wirklich wie in einer weichen, plastischen Masse abgedrückt ist. Man erhält diese Pflanzenabdrücke durch Auseinanderschlagen der betreffenden Schiefer, die nach den darin enthaltenen Pflanzenresten meist sehr gut aufspalten, da die Schichten mit den dünnen Kohlenhäutchen Flächen geringsten Zusammenhalts darstellen. Daß es sich bei diesen Abdrücken um die Pflanze selber handelt, erkennt man noch in günstigen Fällen bei der „Mazeration" derselben; d. h. bei der Behandlung mit bleichenden und oxydierenden Mitteln (*Schulzesches* Reagens, $KClO_3$) und nachfolgend mit Alkali. Hierbei bleiben widerstandsfähige Teile der Pflanzen zurück, insbesondere Blatthäute, Sporen, Pollen usw., an denen man die Beschaffenheit der Oberflächenzellen noch überraschend gut wahrnehmen kann. Man kann also an solchen Abdrücken nicht nur die oberflächlichen Skulpturen studieren, die oft allerdings in erstaunlicher Feinheit erhalten sind, sondern sie noch teilweise für das Mikroskop präparieren.

Die Kohlenlager stellen eine Unmasse von aufgehäuften, mehr oder weniger zersetzten Resten ehemaliger Pflanzenstücke dar, spielen jedoch für die Kenntnis der ehemaligen Pflanzenwelt selber keine nennenswerte Rolle, da man in der Kohle nur noch höchst selten erkennbare Pflanzenreste erhalten findet.

Außer der eben behandelten kohligen Erhaltung der Pflanzenfossilien gibt es noch eine andere *Erhaltungsform*: die sogenannte „*echte Versteinerung*" oder „*Intuskrustation*". Diese besteht darin, daß der betreffende Pflanzenteil von einer Mineralösung durchtränkt wird, aus der sich das gelöste Mineral ausscheidet und sowohl die Zellhohlräume erfüllt als auch die Zellenwände selber ersetzt.

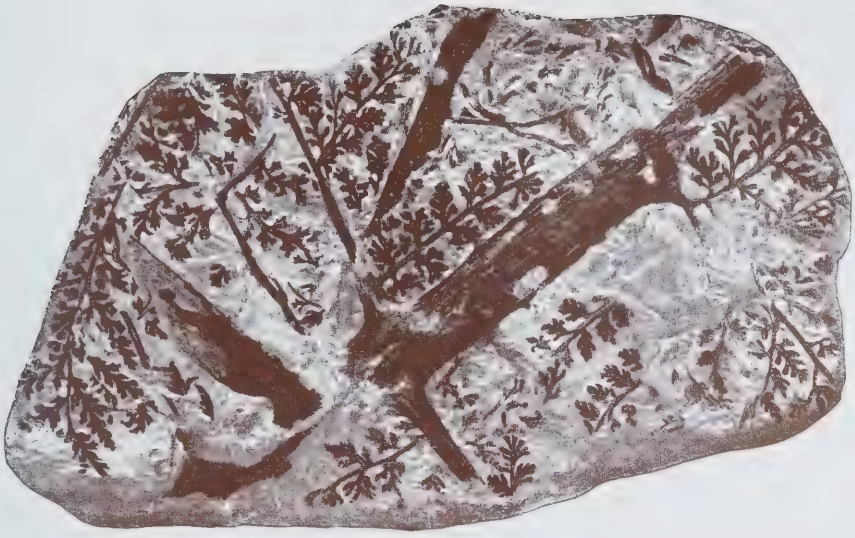
Man hat später also einen vollständig zu Stein gewordenen Pflanzenteil vor sich, dessen innere Struktur mehr oder weniger gut erhalten ist. Man erkennt dies, wenn man von dem Material dünne, durchsichtige Schliffe herstellt, die oft unter dem Mikroskop noch in ausgezeichneter Weise die größten Feinheiten der ehemaligen anatomischen Struktur der Pflanzenteile erkennen lassen. Die etwa noch vorhandene organische Substanz erscheint dabei oft dunkel gefärbt (kohlig), wodurch die Umrisse der einzelnen Zellen um so schärfer hervortreten. Eine besonders bekannte Art dieser Versteinerungen sind die fossilen Hölzer, bei denen als Versteinerungsmaterial Kieselsäure oder kohlensaurer Kalk am häufigsten sind (Abb. 106).

Während man aber den fossilen Hölzern ihre Holznatur meist auch äußerlich ansieht, gibt es wunderbar erhaltene Pflanzenversteinerungen, bei denen man äußerlich überhaupt nichts vom Inhalt sieht. Dies ist z. B. der Fall bei gewissen Hornsteinlagen im Devon und im Rotliegenden und bei den sogenannten Dolomitknollen (Torfdolomite, Coalballs). Letztere treten als magnesiahaltige Kalkknollen in gewissen Kohlenflözen (in der Kohle!) einer ganzen Reihe von Steinkohlenbecken auf, sind rundlich, länglich, semmelförmig oder unregelmäßig gestaltet, von der verschiedensten Größe, und mit einer fest anhaftenden Kohlenschicht umgeben. Beim Anschlagen erweisen sie sich als vollständig erfüllt von strukturzeigenden Steinkohlenpflanzenstücken. Die genannten Kieselager und diese Knollen sind das Material, durch das man die innere Struktur der Steinkohlenflora und noch älterer Floren kennt.

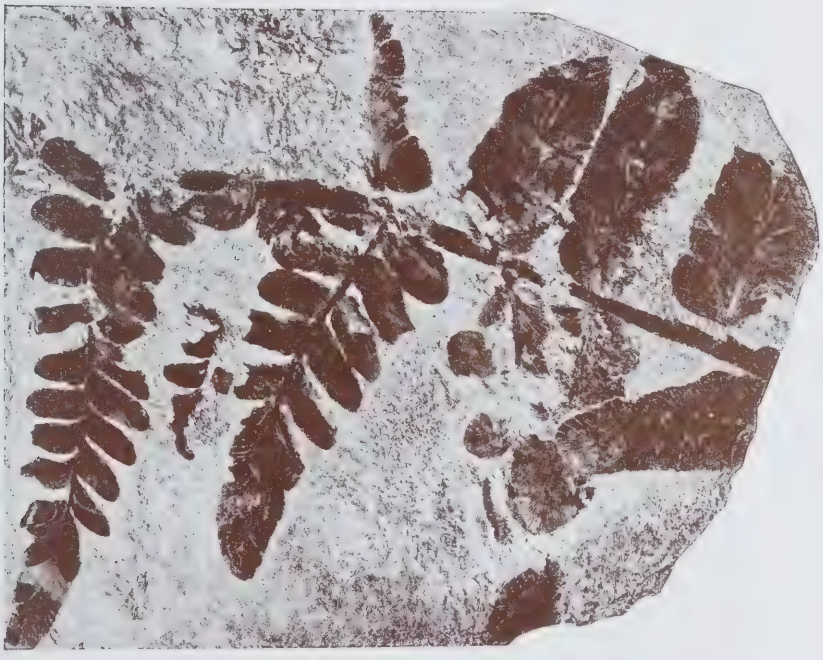
Zwar nur gering an Zahl, aber wegen der vorzüglichen Erhaltung der darin eingeschlossenen Blütenreste — solche sind in fossilem Zustande wegen ihrer Zartheit sehr selten erhalten — wichtig, sind die im Bernstein eingeschlossenen Pflanzenreste. An den Eichenblüten, Zimtblüten usw. erkennt man noch aufs genaueste die einzelnen Staubfäden, die Härchen an den Pflanzenstengeln, an Tannennadeln und Blättern auch noch die Spaltöffnungen. Die Pflanzensubstanz ist im Bernstein zwar großenteils verschwunden; aber das Harz hat die feinsten Skulpturen derselben in vorzüglicher Weise sichtbar erhalten, wie auch die feinen Strukturen der viel häufigeren Insekten.

II. Die Entwicklung der Pflanzenwelt in den verschiedenen Erdepochen.

Die Hauptaufgabe des vorliegenden Abschnittes ist es, ein Bild von den wichtigeren Formen der ehemaligen Pflanzenwelt zu geben und an Hand derselben zu sehen, in welcher Weise eine Entwicklung, ein Fortschreiten der Pflanzenformen im Laufe der undenklichen Zeiträume zu beobachten ist, während deren die Pflanzenwelt bereits die Erde bekleidet. Die geologischen Grundbegriffe und die Reihenfolge der Formationen müssen wir hier natürlich voraussetzen und verweisen den Leser auf die betreffenden Abschnitte des ersten Bandes. Wir werden jedoch nicht etwa die Pflanzenformen aller einzelnen genannten Formationen für sich betrachten, was keinen Sinn hätte, da jeweils mehrere Perioden zu einem und demselben Entwicklungsabschnitt der Pflanzenwelt gehören. Die Zoopaläontologie, die sich



Sphenopteris divaricata, aus der älteren Steinkohlenzeit.
Ganz farnähnliches Blatt einer Pteridosperme.



Neuropteris, eine andere Art von Pteridospermenblättern
aus der Steinkohlenformation.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

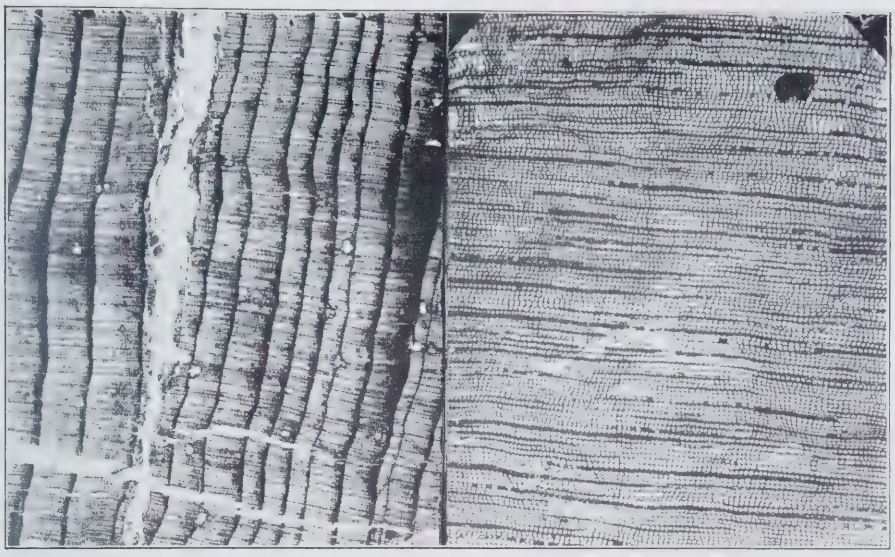


Abb. 106. Querschnitte durch echt versteinerte (verkieselte) Hölzer, ca. 30fach vergr. Links durch ein Nadelholz aus der unteren Kreideformation des hohen Nordens mit Jahresringen, rechts aus der Steinkohlenformation von Niederschlesien, ohne Jahresringe.

mit der fossilen Tierwelt beschäftigt, faßt ebenfalls eine Anzahl von Formationen zu großen Entwicklungsperioden zusammen, und zwar unterscheidet sie deren im allgemeinen vier, nämlich die Neuzeit der Erde oder das Känozoikum, charakterisiert durch die starke Entwicklung der echten Säugetiere, Vögel und zahlloser Insekten, beginnend mit dem Tertiär; die Mittelzeit der Erde oder das Mesozoikum, die Hauptzeit der Saurier, Belemniten und Ammoniten, Kreide, Jura und Trias umfassend; schließlich die Altzeit der Erde, das Paläozoikum, vom Perm bis zum Kambrium. Das Azoikum enthält keine Spuren von Lebewesen, obwohl solche existiert haben mögen.

In ähnlicher Weise kann man auch von der Pflanzenwelt ausgehend eine Anzahl geologischer Perioden oder Teile derselben zu größeren einheitlichen Entwicklungsperioden zusammenfassen, die den Entwicklungsperioden der Tierwelt entsprechen. Die Neuzeit der Pflanzenwelt, das Känophytikum, charakterisiert sich dann durch das Vorherrschen der bedecktsamigen Pflanzen oder Angiospermen; diese Neuzeit beginnt aber nicht mit dem Tertiär, sondern setzt mitten in der unteren Kreide ein, und zwar in dem Abschnitt, den man gewöhnlich als Gault oder Albstufe bezeichnet, bedeutend früher als die Neuzeit der Tierwelt. Vermutlich ist in diesem Verhältnis der Entwicklungsperioden der Tier- und Pflanzenwelt etwas Ursächliches zu sehen. Für die neuere Tierwelt liegt jedenfalls auf der Hand, daß sie ohne die bedecktsamigen Pflanzen nicht existenzfähig ist, oder anders ausgedrückt: die heutige Pflanzenwelt mußte erst vorhanden sein, damit die höhere Tierwelt sich entwickeln konnte. Auch die Mittelzeit der Pflanzenwelt (Mesophytikum) hat einen früheren Anfang als die Mittelzeit der Erde. Sie beginnt wieder „mitten in einer Formation", nämlich oberhalb des Rotliegenden, das sich

botanisch von der Steinkohlenformation nicht trennen läßt. Der obere Teil des Perms zeigt bei uns bereits in der Kupferschieferflora das Vorherrschen der nacktsamigen Gewächse, die von da an bis zur untersten Kreide (bis zum Wealden und Neokom) tonangebend werden und bleiben. Als Altzeit der Pflanzenwelt (Paläophytikum) faßt man häufig die ganze Periode der Pflanzenwelt vom Rotliegenden abwärts bis zum Kambrium zusammen; es empfiehlt sich aber nicht, in diesem der Zeitdauer nach offenbar ein Vielfaches der gesamten jüngeren Perioden umfassenden Zeitraum nur eine einheitliche Periode zu sehen. Gerade nach den neueren Forschungen können noch mehrere Entwicklungsabschnitte unterschieden werden. Der jüngste umfaßt die Periode mit einer Pflanzenwelt vom Charakter der Steinkohlenflora und reicht vom Rotliegenden rückwärts bis zum Oberdevon. Diese Periode ist ausgezeichnet durch das Vorherrschen verschiedener Formen der farnartigen Gewächse, von denen sowohl Farne vorhanden sind, wie auch Verwandte der Schachtelhalme und Bärlappe. Die Angehörigen dieser beiden Gruppen in der Steinkohlenformation erreichen z. T. Baumgröße. Neben diesen sind besonders wichtig die sogenannten Farnsamer oder Pteridospermen und einige andere Gymnospermen, zu denen im Rotliegenden die ersten Koniferen auftreten. Die nächstältere Periode, vom Unterdevon (? Obersilur) bis zum Mitteldevon einschließlich reichend, ist durch die Vorherrschaft kleinerer, meist krautiger, primitiver, oft nur schwach beblätterter Gewächse charakterisiert, der Psilophyten (Nacktpflanzen), die als sehr einfach gebaute „Farngewächse" gelten können. Die älteste Periode der Pflanzenwelt im Silur und Kambrium hat keine Spuren von Landpflanzen hinterlassen, deren erste Andeutungen im Obersilur erscheinen; es sind allein Algenformen erhalten, weshalb man diese älteste Periode auch als Algenzeit bezeichnen könnte. Da aber im Kambrium bereits eine hochentwickelte Tierwelt vorhanden ist, so ist anzunehmen, daß auch in der Pflanzenwelt bereits eine Menge von Pflanzen von der Art höherer Algen gelebt haben, da die Pflanzenwelt ein höheres Alter haben muß als die Tierwelt, die auf ihre Existenz angewiesen ist. Daß sich von dieser vermutlichen Algenwelt kaum etwas erhalten hat, liegt daran, daß der Algenkörper ein leicht zersetzliches, hinfälliges Gebilde darstellt, das in den oft stark veränderten Schiefern dieser „Algenperiode" nicht erhaltungsfähig war. Ähnliches gilt auch für die wenigstens im späteren Silur schon anzunehmende einfachste Landpflanzenwelt. Was sich von Algen in den alten wie auch in den jüngeren Formationen erhalten hat, sind meist Formen, die zum Aufbau ihres Körpers mineralische Hartteile, also Kiesel- oder Kalkskelette benutzten.

Bei der Betrachtung der Eigenart der Pflanzenwelt dieser einzelnen Entwicklungsperioden wollen wir mit den ältesten Perioden anfangen, und wir wollen die älteste Periode der Pflanzenwelt als Algenzeit bezeichnen, die darauffolgende als Psilophytenzeit; auf diese folgt die Farn- und Farnsamerzeit, auf diese die Nacktsamer- oder Gymnospermenzeit und schließlich die Bedecktsamerzeit oder Angiospermenzeit.

A. Die Algenzeit.

(Kambrium bis Silur.)

Von der Pflanzenwelt dieser zwar nur zwei geologische Perioden umfassenden Ära, deren Dauer aber vielleicht die aller übrigen Formationen übertrifft, haben wir bereits einige Andeutungen gemacht. Die ältesten Algen, die die Forschung angibt, sind im nordamerikanischen Präkambrium gefunden. Es sind sämtlich Kalkorganismen, und zwar von recht verschiedener Form; kohlkopfartige, korallenähnliche, röhrenförmige sind bekannt geworden. Bei vorsichtiger Beurteilung sind indes über die organische Natur dieser zweifellos eigenartigen Objekte, die in Massen nach Art der Korallen, sozusagen Riffe bildend, zusammen vorkamen, Zweifel aufgetaucht. Dagegen sind mikroskopisch untersuchbare, fadenförmige Algen aus dem Kambrium mehrfach bekannt geworden, die man auch mit Familien lebender Algen in Verbindung zu bringen gesucht hat. Im Obersilur treten eigenartige Kalkalgen auf, die in Norddeutschland auch in Geschieben des baltischen Silurs häufig vorkommen. Die Kalkskelette dieser Organismen werden mit einer heute noch lebenden besonderen Gruppe der Schlauchalgen in Verbindung gebracht, den sogenannten quirlig-verzweigten Schlauchalgen (verticillate Siphoneen), die heute in wärmeren Meeren verbreitet sind. In diesen Siphoneenkalken treten diese Algen gesteinsbildend auf. In noch weit größerem Maße kommt diese Algenfamilie riff- und gesteinsbildend später in der Triasformation der Alpen vor, wogegen sie heute nur noch eine untergeordnete Rolle in der Meeresflora spielt.

Wir werden bei der Behandlung der späteren Formationen von den Algen nur noch sehr nebenher sprechen können, da infolge der sehr geringen Anzahl der fossilen Algen die Landpflanzen im Vordergrund des Interesses stehen. Bei diesen sieht man auch im Laufe der Zeiten die größten, einschneidendsten Veränderungen sich vollziehen, während die Algen, offenbar infolge ihres verhältnismäßig gleichmäßig bleibenden Lebenselements keine so durchgreifenden Änderungen zeigen. Vielmehr erinnern manche heute lebenden Algen mehr oder weniger lebhaft an uralte Vorfahren selbst aus der Silurzeit.

B. Die Zeit der ersten bekannten Landpflanzen (oder die Psilophytenzeit).

(Unterdevon bis Mitteldevon.)

Schon im Unterdevon treten in Deutschland und an anderen Stellen bandförmige, verzweigte Gewächse auf mit Stengeln, die oft eine „Mittelader" zeigen, und die von den älteren Forschern als „Meerfaden" (Haliseriten) bezeichnet wurden. Es sind Verwandte der im Unter- und Mitteldevon vorherrschenden Psilophyten oder Nacktgewächse. Diese Pflanzen waren von außerordentlich einfacher Organisation; sie bestanden zum großen Teil aus verzweigten runden Stengeln, in deren Mitte sich ein einfacher Leitstrang befand. Die einfachen Wurzeln ähnelten den „Würzelchen" (Rhizoiden) der heutigen Moose. Blätter waren bei einem großen Teil der Formen unbekannt (deshalb „Nacktgewächse"); einige trugen auf der

Abb. 107. Querschnitt durch den Stengel eines Psilophyton aus dem schottischen Devon (links); Längsschliff durch ein Sporangium derselben Pflanze (rechts), vergr. (Nach Kidston u. Lang.)

Oberfläche haar- oder dornenartige Anhängsel, die aber keine Blätter waren, wie man aus der Struktur der neuerdings gefundenen Exemplare dieser Pflanze in einer Hornsteinschicht des schottischen „Alten Roten Sandsteins" erkannt hat. Das Höchste, was bei diesen Pflanzen an Beblätterung vorkam, waren moosähnliche, also sehr einfache Blätter ohne besonderen Leitstrang. Diese Psilophyten (Abb. 107 u. 108) trugen Sporangien verschiedener Struktur am Ende der dünneren Abzweigungen, also nicht wie die Farnpflanzen an den Blättern oder an Stelle von Blättern. Es waren meist niedrige, krautige Gewächse, die wenigstens teilweise an Überschwemmungsstellen wuchsen und ein halb amphibisches Leben geführt haben mögen. Trotz ihrer einfachen Organisation stehen sie durch den Besitz eines besonders ausgebildeten Leitstranges im Stengel höher als die Moose, und man faßt sie jetzt als eine besondere Klasse sehr einfacher Gefäßkryptogamen oder Farnpflanzen im weitesten Sinne auf (Psilophytales). Mit ihrer Blattlosigkeit, ihrem überaus einfachen Körperbau und ihrer niedrigen Wachstumsform sind sie in gewissem Grade Modelle für eine Gruppe von Pflanzen, die man sich als von den Algen abstammend vorstellen mag. Daß sich die Landpflanzenwelt letzten Endes aus Wasserorganismen entwickelt hat, war schon lange die Annahme einer ganzen Reihe von Forschern, und die Psilophyten stellen in gewissem Grade eine Landpflanzenwelt dar, die noch den Stempel ihrer Wasserahnen äußerlich

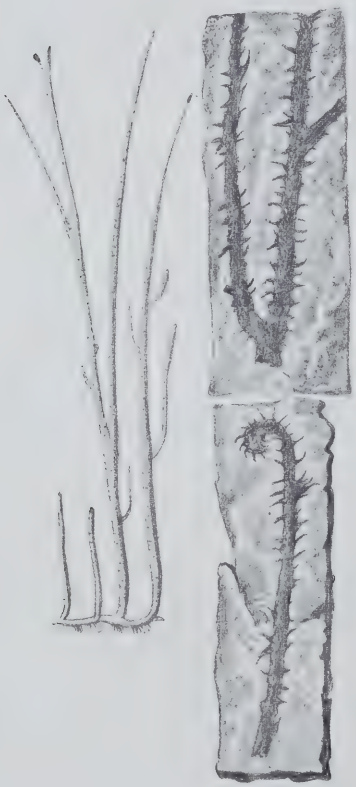


Abb. 108. Psilophyten aus der älteren Devonformation. Rechts zwei Stücke in natürlicher Größe, eine Form mit blattartigen Anhängseln zeigend. Links eine andere Art, rekonstruiert, ohne Blätter, mit den einfachen „Wurzeln" unten und den Sporangienträgern oben.

an sich trägt. Es ist bezeichnend, daß auch die anderen Gewächse, die neben ihnen die ältere Devonflora zusammensetzten, fast sämtlich klein und krautig waren. Erst vom Oberdevon ab tritt großblättriges Pflanzenlaub regelmäßig bei den Landpflanzen auf, das eine weitere Arbeitsteilung bedingt. Während bei den Psilophyten ähnlich wie bei den meisten Algen ein und derselbe Körper alle möglichen Funktionen zu übernehmen hat, werden jetzt für die Assimilation, die Kohlensäureverarbeitung und die Atmung besonders geeignete Organe ausgebildet. Das neue Lebenselement der Landpflanzen, die Luft, stellt noch weitere Anforderungen an sie. Den Algen oder algenartig lebenden Pflanzen ist das Wasser zugleich Nähr- und Trageelement; besondere Einrichtungen zur Aufrechthaltung ihres Körpers brauchen die Wasserpflanzen nicht, da sie spezifisch etwa so schwer wie das Wasser selbst sind. Die Stengel der Luftpflanzen müssen dagegen die aufrechte Stellung — auch bei Wind und Wetter — ermöglichen. Im Mitteldevon sind größere baumförmige Pflanzen noch recht selten; erst gegen das Ende dieser Formation treten sie in größerer Menge auf. Wir kennen in den obersten Schichten des Mitteldevons Nordamerikas versteinerte Wälder, in denen mächtige Bäume mit einem Dickenwachstum nach Art unserer Nadelbäume wuchsen. Bei der Einrichtung der Stengel zu Trageorganen hat die Pflanze zwei Wege eingeschlagen, von denen der eine das Prinzip der hohlen Säule verwertet, bei der nur die randliche Zone oder der Umfang verstärkt wird, während das Zentrum der Masse entbehrlich ist. Die Pflanze führt dies in der Weise aus, daß sie die festen Gewebsteile des Stengels an den äußersten Rand verlegt, während der Stengel im Zentrum mit einem lockeren, markartigen Gewebe erfüllt oder wirklich hohl sein kann. Diese Art der Stengelfestigung finden wir seit dem Oberdevon, und zwar hauptsächlich bei Gewächsen mit kurzer Vegetationsperiode, aber auch bei Palmen und Farnbäumen, also bei Gewächsen mit baumartigem Charakter. Dagegen legen andere Gewächse, und zwar die allermeisten, die zahlreiche Vegetationsperioden überdauern, einen massiven Stamm an, was in gewissem Sinne eine Materialverschwendung bedeutet. Die Bäume oder Sträucher haben zwischen Rinde und Holz ein um den ganzen Stammumfang herumlaufendes Bildungsgewebe, das Kambium, das nach außen Rinde und auch nach innen Holz abscheidet, wobei die Aufgabe der Festigung dem Holzkörper zufällt. Wir können gleich hier betonen, daß die Konstruktion und Gewebeanordnung, die wir bei heutigen Pflanzen vorfinden, bereits bei den Pflanzen der Steinkohlenformation fertig ausgebildet vorliegen; die einzelnen Gewebearten, die die „physiologische Pflanzenanatomie" unterscheidet, lassen sich fast sämtlich an diesen alten Pflanzen nachweisen, mögen diese auch anderen Pflanzengruppen angehören.

C. Die Zeit der Pteridophyten oder farnartigen Gewächse.

(Oberdevon bis Rotliegendes.)

Dieser Abschnitt der Geschichte der Pflanzenwelt pflegt das meiste Interesse zu erwecken und ist auch am meisten bekannt, weil in ihm jene Pflanzenwelt grünte, deren Anhäufung die größten und mächtigsten Kohlenlager der Welt geliefert hat. Es ist die Periode, die man danach auch als Steinkohlenzeit bezeichnet; sie be-

ginnt aber, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, schon vor der eigentlichen Steinkohlenzeit (Karbon) und greift noch in eine jüngere Periode (Perm) hinein. Die ältere Permflora (Rotliegendflora) schließt sich, abgesehen von dem Neuauftreten einiger weniger, als Leitfossilien sehr wichtiger Formen lückenlos an die Steinkohlenflora an; man sieht zahlreiche Arten der jüngsten Steinkohlenschichten unverändert in die Rotliegendschichten übertreten. Auch in diesen hat die Kohlenbildung noch nicht aufgehört, und besonders im Unterrotliegenden treten an einzelnen Stellen nicht unbedeutende Kohlenflöze auf, die noch in neuerer Zeit abgebaut wurden. Wie die Kohlenbildung mit dem Rotliegenden allmählich aussetzt, so stellt die Rotliegendflora nichts anderes als eine verarmte und ständig weiter verarmende jüngere Steinkohlenflora dar.

Die der älteren Steinkohlenflora vorausgehende oberdevonische Flora andererseits trägt durch das Auftreten einer Anzahl von schachtelhalmartigen Gewächsen, durch die Häufigkeit von halb baumförmigen Verwandten der in der Steinkohlenformation zu mächtiger Größe heranwachsenden Schuppenbäume oder Lepidophyten und schließlich durch das Hervortreten von farnartigen Gewächsen mit ziemlich großen Blättern, deren Spreite mit einer, wenn auch einfachen, Aderung versehen ist, ein der Steinkohlenflora ähnliches Gesicht. Bezeichneten wir die ältere Devonflora als Psilophytenflora, so können wir die oberdevonische die Archäopterisflora nennen. Die Ähnlichkeit zwischen dieser und der Steinkohlenflora beruht nicht auf der Übereinstimmung der Gattungen und Arten, sondern auf der Ähnlichkeit der Physiognomie, des allgemeinen Bildes der Flora. Die Orte, an denen oberdevonische Pflanzenreste gefunden wurden, sind nicht zahlreich, zeigen aber in der Art und Zusammensetzung der Flora eine weitgehende Übereinstimmung. Man wird hier bereits auf ein Problem aufmerksam, das in späteren Formationen in ähnlicher Form wiederkehrt und den Geologen und Klimatologen schon viel Kopfzerbrechen verursacht hat, ohne daß eine Lösung gefunden wurde; nämlich die relativ gleichförmige Verteilung einer ähnlichen Pflanzenwelt über große Teile der Erdoberfläche.

Solche gleichförmige Verbreitung auf der Erde zeigt auch die ältere Steinkohlenflora, die sich in den als Kulm oder Unterkarbon bezeichneten, fast flözleeren Schichten an zahlreichen Stellen Europas und anderer Erdteile findet; im hohen Norden, in Grönland bei 81° nördlicher Breite, in Spitzbergen, in den mitteleuropäischen Steinkohlengebieten, in Nordamerika und in gewissen russischen Gebieten ist sie bekannt, und wenn auch die Funde sehr verschieden reich sind, lassen sie doch ein ähnliches Gepräge erkennen. Das gleiche gilt aber auch für Fundpunkte auf der Südhalbkugel (Argentinien, Australien, Peru). Die führenden Formen dieser älteren Steinkohlenflora sind farnartige Gewächse mit z. T. ziemlich großen Blättern, die meist die sogenannte Fächeraderung zeigen, das heißt eine Ausstrahlung der Adern von einem Punkt über die ganze Fläche ohne Ausbildung einer Mittelader. Diese Pflanzen sind indes keineswegs sämtlich Farne, sondern der größte Teil von ihnen gehört zu den bereits erwähnten Pteridospermen oder Farnsamern, die hier zum erstenmal gehäuft in die Erscheinung treten, während ihre Anwesenheit im Oberdevon zweifelhaft ist. Es sind die ersten Samenpflanzen, die in der späteren Steinkohlenzeit noch in größerer Menge auftreten. Weitere

häufige Kulmpflanzen gehören den Schachtelhalmgewächsen an, und zwar der großen Gruppe der für die Steinkohlenformation so charakteristischen baumförmigen Schachtelhalme oder Calamarien, von denen die kulmischen Asterocalamiten allerdings in verschiedener Beziehung abwichen; neben ihnen sind aber auch schon echte Calamiten vorhanden. Einen großen Aufstieg erlebt hier bereits eine Gruppe der „Schuppengewächse" oder Lepidophyten, nämlich die eigentlichen Schuppenbäume oder Lepidodendren in mehreren Arten. Noch andere Gewächse der eigentlichen Steinkohlenflora beginnen schon im Unterkarbon, wie die Sphenophyllen oder Keilblättler.

Durchaus nicht in allen Gebieten, wo die Steinkohlenpflanzenwelt in üppigem Wachstum uns die Kohlenflöze geliefert hat, beginnt die Flözführung, d. h. ein größerer Gehalt der Schichten an abbauwürdigen Kohlenflözen, unmittelbar über dem Kulm. In manchen Gegenden setzt zunächst eine mächtige flözarme oder flözleere Schichtenfolge ein, wie z. B. in unseren westlichen Steinkohlengebieten; an anderen Punkten dagegen, wie z. B. in Ober- und Niederschlesien, tritt zusammen mit einer größeren Anzahl von Steinkohlenflözen in größerer Menge die dazugehörige Pflanzenwelt hervor, die sich namentlich in den Schiefern über den einzelnen Flözen eingelagert finden. Die Schichten unmittelbar unter den Flözen enthalten außer den Wurzeln der Pflanzen, die die darüberliegende Kohle gebildet haben, meist nur wenig erkennbare Pflanzenreste. Die Steinkohlenflora der jüngeren eigentlichen Steinkohlenschichten erweist sich, wie schon die schlesischen Forscher Beinert und Goeppert erkannten, von unten nach oben als keineswegs gleichförmig. Vergleicht man die Pflanzenwelt höherer Steinkohlenschichten mit der tieferer, so erkennt man eine deutliche Verschiedenheit der vorhandenen Arten und Gattungen. Ältere Formen verschwinden, neue treten auf. In der Steinkohlenformation kann man vielleicht besser als in irgendeiner anderen Formation erkennen, wie die Entwicklung dieser ganzen reichen Pflanzenwelt sich in dauerndem Fluß befand. Die reichen Funde in diesen oft viele tausend Meter mächtigen Schichten, die durch den Bergbau in ausgezeichneter Weise zugänglich gemacht worden sind, ermöglichen ein genaueres Studium der Entwicklungsfolge der Floren, das umgekehrt wieder benutzt werden kann, um bestimmte Abteilungen dieser gewaltigen Schichtenkomplexe zu erkennen, zu „horizontieren".

Betrachten wir in kurzen Zügen die Hauptetappen der Entwicklung der eigentlichen Steinkohlenflora, so können wir von solchen etwa drei unterscheiden, von denen die unterste noch verschiedene Anklänge an die vorhergehende Kulmflora zeigt, im übrigen aber eine reichere Entwicklung des Pflanzenbildes spüren läßt. Die Hauptetappe der Steinkohlenflora ist die mittlere der angedeuteten Schichtenfolge; wir vermögen an Hand ihrer Pflanzenwelt ein Bild von der Steinkohlenflora gewinnen und können dann bequemer von ihr aus einen Blick auf die Unterschiede der jüngeren und älteren eigentlichen Steinkohlenflora werfen.

Wir hatten die gesamte dritte Periode als die Pteridophytenzeit bezeichnet; und wir wollen daher zunächst einmal die verschiedenen Gruppen der farnartigen Pflanzen in der Steinkohlenflora kennenlernen. Der Name „farnartige Gewächse" stellt eigentlich nur einen Behelfsnamen und eine Übersetzung des Namens „Pteridophyten" dar. Es gehören von heutigen Pflanzen nicht nur

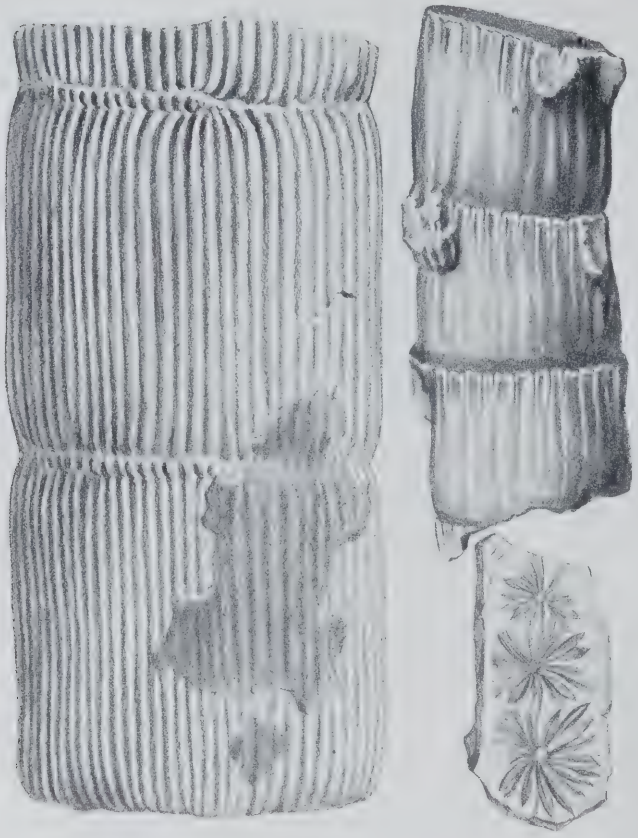


Abb. 109. Ehemalige Schachtelhalmgewächse; links: Teil eines Calamitenstammes: unten haftet noch Kohlenstaub daran; rechts oben: Equisetites arenaceus, ein Schachtelhalm aus der Keuperzeit; rechts unten: Annularia stellata, Blattquirle von Calamiten der Steinkohlenzeit.

die Farne selbst, sondern auch noch die Schachtelhalme (Equiseta) und Bärlappe (Lycopodiales) dazu. Alle diese Pflanzengruppen und noch einige verschwundene dazu sind in der Steinkohlenflora zahlreich vertreten. Manche Farne aus der Steinkohlenzeit nähern sich in ihrer Verwandtschaft noch heute lebenden Familien, andere dagegen, wie z. B. die Zygopteridеen, erscheinen uns außerordentlich fremdartig. Manche Arten, wie die sogenannten „Keilfarne" (Sphenopteriden, was allerdings nur ein Sammelname ist), sind außerordentlich zierlich und feingegliedert, andere, wie die besonders in den höheren Schichten häufigen Pecopteris-Arten, bildeten mit ihren großen Wedeln die Schirmkronen von Farnbäumen, deren Habitus nicht wesentlich von dem der heutigen Farnbäume abgewichen haben kann. Auf der Unterseite der Blätter saßen die Sporangienhäufchen wie bei den heutigen Farnen; ihre Beschaffenheit weist bei verschiedenen Pecopteris-Arten auf die Verwandtschaft mit der heute sehr nebensächlichen, in den Subtropen und Tropen verbreiteten Farnfamilie der Marattiaceen hin. In der rezenten Pflanzenwelt gibt es eine ganze Anzahl seltener Pflanzengruppen, deren Verwandte in den früheren Erdperioden weit verbreitet waren; derartige Reste sind „lebende Fossilien", Fremdlinge der heutigen Pflanzenwelt, die sich durch glückliche Umstände in die Gegenwart herüberretteten und jetzt oft nur noch in sehr beschränkten Arealen ihr Dasein fristen. Es sind jedoch keineswegs alle sogenannten „Farnwedel" der Steinkohlenformation zu den Farnen zu rechnen; gehören doch viele überhaupt nicht zu den Pteridophyten, sondern zu einer höheren Pflanzengruppe, zu den Gymnospermen oder Nacktsamern.

Eine zweite Gruppe der Pteridophyten sind diejenigen, deren Stengel in einzelne Glieder eingeteilt ist und von denen heute nur noch die Schachtelhalme

fortleben. In der paläozoischen Steinkohlenflora waren dagegen mehrere Gruppen derartiger Pflanzen vorhanden, die man zusammenfassend als Artikulaten (Gliederpflanzen) bezeichnet. In der eigentlichen Steinkohlenflora kommen auch krautige Schachtelhalme, ähnlich den heutigen, allerdings selten, vor. Es sind verhältnismäßig dünne Stengel mit einem Quirl von Blättern an den Knoten der Glieder und mit einem walzenförmigen Sporangienträger am Gipfel Weit wichtiger sind indessen die bis zu Baumgröße emporwachsenden Calamiten, deren Organisation sich zwar im ganzen den Schachtelhalmen anschließt, die aber doch verschiedene Besonderheiten aufweisen. Einige von ihnen waren fast unverzweigt und ragten säulengleich, vielleicht auch fast blattlos, in die Luft empor; andere waren reich verzweigt und beblättert, wobei die Verzweigung vielfach nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten erfolgte. Man findet von vielen Calamiten den Abdruck der Oberfläche nur selten erhalten; häufiger sind die Calamitensteinkerne, die durch Erfüllung des ehemaligen Zentralhohlraumes der Stämme mit Gesteinsmasse entstanden sind (Abb. 109). Oft sind sie noch von einer Kohlen„rinde" umgeben, die den eigentlichen Stamm, in Kohle verwandelt, darstellt. Von den Knotenlinien, die die einzelnen Glieder begrenzen, gehen die Verzweigungen aus, die sich bei manchen Stämmen durch das Vorhandensein großer Astnarben verraten. Die Beblätterung dieser Pflanzen weicht von den heutigen Schachtelhalmen dadurch ab, daß die einzelnen Blätter selbst frei sind, während sie heute scheidig verwachsen sind. Die Blattquirle sind dabei entweder sternförmig in einer Ebene ausgebreitet oder mehr starr nach oben gerichtet (Annularia und Asterophyllites, Abb. 109). Auch die Blüten, die in Form endständiger Zapfen an den Zweigen saßen, weichen von den heutigen Equisetum-Blüten stark ab; sehr eigentümlich ist bei ihnen die Ausbildung von zweierlei Sporen, ähnlich wie bei den heutigen kleinen Wasserfarnen und Selaginellen. Die verschiedene Art der Verzweigung dieser Gewächse bedingt ein recht wechselndes Aussehen; ähnlich wie die heutigen scheinen die Schachtelhalme in geselligen Beständen gewachsen zu sein und Sandböden bevorzugt zu haben. Infolge ihres massenhaften Auftretens gehörten sie zu den charakteristischen Gewächsen der Steinkohlenzeit, die auch zur Bildung der Steinkohlen stark beigetragen haben.

Die Calamiten beginnen zwar bereits in der Kulmzeit; hier spielen aber die Hauptrolle die Asterocalamiten. Diese haben ebenfalls baumförmige Größe erreicht, zeigen aber in mehrfacher Beziehung große Eigenarten. Bei den Stämmen bemerkt man, daß die Riefen auf den Steinkernen in den verschiedenen Gliedern nicht abwechseln, wie bei den Calamiten und bei den heutigen Schachtelhalmen. Die Blüten sind denen der heutigen Schachtelhalme viel ähnlicher als die Calamitenblüten, und die Blätter sind mehrmals gablich verzweigt, so daß ihre Zugehörigkeit zu diesen Calamarien erst später erkannt wurde. Ihr Verhalten ist entwicklungsgeschichtlich recht bemerkenswert, da sie den heutigen Schachtelhalmen augenscheinlich näher verwandt sind als die späteren eigentlichen Calamiten.

Viel fremder als die Calamitensippe mutet uns eine ausschließlich auf das Paläozoikum beschränkte Gruppe der Artikulaten an, jene, nach der charakteristischen Form der Einzelblätter ihrer Blattquirle als Keilblättler oder Spheno-

zähliger Menge die Schichten unmittelbar unter den Steinkohlenflözen erfüllen (Stigmarienschiefer, Underclay) und dieses Gestein so eigenartig brüchig machen. Man kennt auch die innere Struktur dieser Wurzeln sehr genau; sie waren wie hohle Schläuche gebaut und erinnern, wenn auch in vergrößertem Maßstabe, an die Wurzeln des eigenartigen rezenten Isoetes (Brachsenkraut), das von den meisten Forschern als am nächsten verwandt mit den großen Steinkohlenbärlappgewächsen angesehen wird. Besonders gilt dies von der zweiten großen Gruppe der Lepidophyten, den Sigillarien oder Siegelbäumen (Abb. 112). Auch diese haben ihren Namen von der charakteristischen Skulptur ihrer Stammoberflächen, auf denen in bestimmter regelmäßiger spiraliger Verteilung die Blattnarben stehen; bald erblickt man diese auf besonderen Längsrippen, die den säulenförmigen Stamm zieren, bald stehen sie dicht zusammen und geben der Stammoberfläche ein bienenwabenartiges Aussehen (favularische Sigillarien); oder man sieht sie einzeln, mehr getrennt, auf der Stammoberfläche sitzen. Die Favularien erscheinen mit der längsrippigen (rhytidolepen) ungefähr zugleich, bedeutend später als die Kulmzeit und also auch später als die Lepidodendren. Sie sterben zuerst aus und überlassen in der mittleren Steinkohlenperiode das Feld der Unmasse der längsgerippten Formen, die mit Beginn der Rotliegendperiode bereits wieder ausgestorben sind, in der dann nur noch die letzte Gruppe der Sigillarien vorhält mit den einzelstehenden Blattnarben (Subsigillarien). Der Gestalt nach weichen die Sigillarien durch ihre sehr geringe Verzweigung oder gar Unverzweigtheit von den Lepidodendren stark ab; die unverzweigten Arten müssen mit dem Blattschopf an der Spitze einen eigenartigen Anblick dargeboten haben, der bis zu gewissem Grade an den der allerdings viel schlankeren „Graspalmen" erinnerte. Die Blätter waren ähnlich denen der Lepidodendren, aber meist länger und abfälliger — man findet sie höchst selten noch am Stamm angeheftet —, und die zapfenförmigen Blüten (Tafel VIII) waren „stammbürtig", d. h. sie kamen ringsherum unterhalb der Blattkrone aus den dicken Ästen oder dem Stamme selbst heraus. Die Wurzeln dieser Bäume ähnelten großenteils denen der Lepidodendren.

An Häufigkeit gegen die beiden vorigen Familien zurückstehend und überdies im Äußeren sehr unscheinbar ist die Familie der Bothrodendraceen („Grubenbäume"), die den Lepidodendren am nächsten verwandt sind. Der Stamm erscheint bei ihnen aber oberflächlich gesehen glatt; man entdeckt meist erst bei der Betrachtung mit bewaffnetem Auge die sehr kleinen, wenig hervortretenden Blattnärbchen, die ebenso regelmäßig wie bei den vorigen Familien auf der Stammoberfläche verteilt sind. Die Zweige ähnelten denen der Lepidodendren, die Blätter waren aber feiner. Den Namen „Grubenbäume" hat diese Familie von den an manchen dicken Ästen in zwei parallelen Zeilen stehenden, schüsselförmigen Gruben erhalten, von denen wiederum Zweige ausgingen, die sich gleich unten gabelten.

Wenn man sich die Unmenge der verschiedenen Vertreter der Pteridophytengruppe in der Steinkohlenformation vor Augen hält, insbesondere aber, wenn man bedenkt, in welcher Massenhaftigkeit die einzelnen Arten selber damals in den Steinkohlensumpfwäldern gegrünt haben, so erkennt man das Übergewicht der Pteridophyten in dieser Periode eindeutig. Hieran kann auch nichts ändern, daß nach den neueren Entdeckungen den Gymnospermen, der nächsthöheren Pflanzen-

gruppe des Pflanzenreichs, eine größere Rolle zukommt, als man ehedem annahm. Bis auf einige, in ihrer Verwandtschaft wenig klare Gewächse hatte man in der Steinkohlenformation als echte Gymnospermen eigentlich nur die Cordaitenbäume, angesehen, von denen noch die Rede sein wird. Nach der Entdeckung der Pteridospermen weiß man aber, daß ein beträchtlicher Teil von ehedem als Farne angesehenen Pflanzen zu den Gymnospermen gehört. Die Väter der Paläobotanik, Brongniart, Schlotheim und Goeppert, und viele späteren Forscher sahen noch alles, was sich an „Farnwedeln" in der Steinkohlenformation fand, für echte

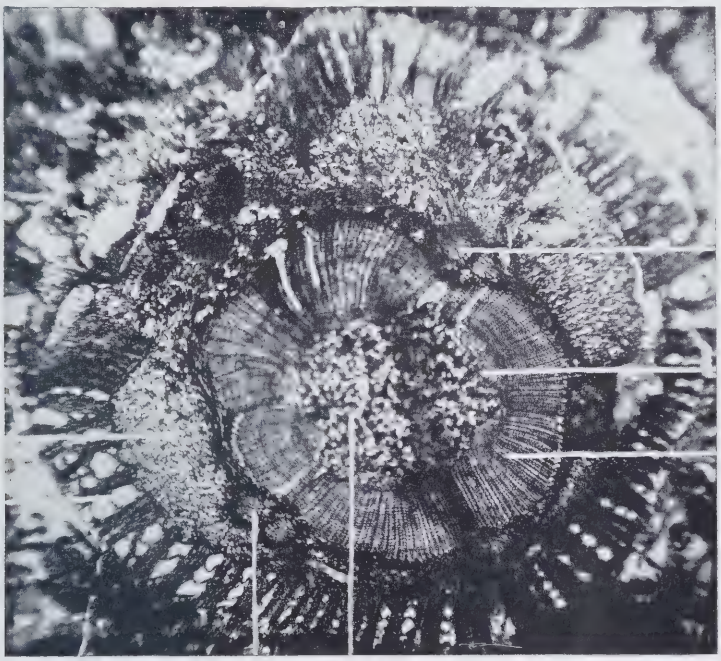


Abb. 113. Querschnitt eines Lyginodendron-Stengels, einer Pteridosperme, aus den Dolomitknollen der Steinkohlenformation; der Stengel gehört zu einer Sphenopteris, ähnlich wie Tafel VII.

Farne an. Es fiel aber einigen Forschern auf, daß man an gewissen Gruppen dieser Blätter niemals die charakteristischen Sporenhäufchen der Farne fand. Dazu kam, daß es unter den ihrer inneren Struktur nach bekannten Stämmen oder Stengeln von Steinkohlenpflanzen eine ganze Menge gab, die man weder recht bei den Farnen noch bei den Gymnospermen unterbringen konnte. Dies sind die von H. Potonié Cycadofilices genannten Typen. Schließlich erfolgte die Entdeckung der Engländer Oliver und Scott, die die Zugehörigkeit eines schon lange bekannten Samens der Steinkohlenformation, Lagenostoma, zu einer Pflanze nachwiesen, die als reinstes Farnlaub galt: Sphenopteris Hoeninghausi. Sie erkannten weiter, daß diese Samen zu einem ebenfalls bereits lange unter dem Namen Lyginodendron bekannten Stamm gehörten und an dessen Blattstielen ansaßen, die unter dem Namen Rhachiopteris aspera als Farnstengel bekannt waren (Abb. 113).

Die Struktur dieser Stengel ist in der Tat farnartig, die des Stammes aber nicht; dieser erinnert durch seinen nach der Art von Nadelbäumen gebauten Holzkörper in vieler Beziehung an Gymnospermen. Die Entdeckung dieser inzwischen in zahlreichen Gattungen und Arten bekannt gewordenen neuen Pflanzengruppe erregte seinerzeit ziemliches Aufsehen, und man glaubte im ersten Enthusiasmus eine vermittelnde Gruppe zwischen Farnen und Nacktsamern entdeckt zu haben, worauf auch der Name Pteridospermen hinweist, den die Engländer diesen „Farnsamern" gaben. Später erkannte man aber, daß diese Anschauung nur mit Einschränkung gilt. Der Besitz von Samen, deren Struktur übrigens an unsere einfachsten bekannten Samengewächse erinnert, verweist die ganze Gruppe zu den Gymnospermen. Farnartig sind an ihnen nur Merkmale der vegetativen Organe, die innere Beschaffenheit der Blattstiele und das Laub. Auch unter den heutigen Cycadeen gibt es einige Formen, die man zuerst wegen ihrer farnartigen Blätter für Farne hielt, bis man ihre Zapfen fand. Allerdings sieht das Laub dieser beiden Cycadeen lange nicht so farnartig aus als das der meisten Pteridospermen der Steinkohlenzeit (Neuropteris, Alethopteris, Lonchopteris usw., Sphenopteris z.T.) (Tafel VII). Es ist wahrscheinlich, daß die Samen der Pteridospermen ähnlich wie die der Ginkgo und der Cycadeen in ihren Pollenschläuchen noch bewegliche Samenfäden ausbildeten, da die Struktur der Samen der Pteridospermen mit ihrer „Pollenkammer" auf ähnliche Befruchtungsvorgänge wie bei diesen lebenden Gymnospermen hindeutet.

Außer den Pteridospermen bilden die wichtigste und häufigste Gruppe der Nacktsamer in der Steinkohlenformation die Cordaitenbäume, die einen recht eigenartigen Anblick darboten. Sie waren baumförmig mit hohen, glatten Stämmen und einer ziemlich reich verzweigten Krone, an der die langen, bandförmigen, schmäleren oder breiteren Blätter ansaßen (Tafel VIII). Bei deren Anblick denkt man eher an die Herkunft von grasartigen, überhaupt einkeimblättrigen Pflanzen, wofür sie auch zuerst gehalten wurden. Die Blätter unterscheiden sich aber von den grasartigen durch das Fehlen jeglicher Querverbindungen zwischen den Adern; es sind nur längsverlaufende, dicht stehende, kleine Adern vorhanden. Zwischen den Blättern standen an den dünneren Ästen die Blütenstände, welche aussahen wie einfache Stengel, die in zwei Zeilen mit einer Art von „Knospen" besetzt waren, die entweder einen Samen oder Staubfädenorgane umschlossen. Man kennt von den Cordaitenblüten durch Verkieselung wunderbar mit Struktur erhaltene Exemplare, an denen man sogar noch Pollenkörner und alle wünschenswerten Feinheiten beobachtet hat. Nicht nur diese Blütenorgane allein haben die Zugehörigkeit dieser eigenartigen Pflanzenklasse zu den Nacktsamern bewiesen; auch die innere Beschaffenheit des Stammes deutet darauf hin. Diese zeigt ein großes Mark, das eigentümlich querfächerig ist und den Anlaß zur Entstehung sehr charakteristischer „Marksteinkerne" bietet (Artisia). Der Holzkörper ist oft von beträchtlicher Dicke und im Prinzip genau so gebaut wie unsere heutigen Nadelbäume; die altertümlichen Charaktere, die ihm anhaften, erinnern an die Nadelbaumfamilie der Araucarieen. Auffällig ist, was auch für die anderen mit Dickenwachstum versehenen Pflanzen der Steinkohlenformation gilt, daß man keine abgesetzten Zuwachszonen („Jahresringe") bemerkt. Man bringt das mit einer

großen Gleichförmigkeit des Klimas während des ganzen Jahres in Zusammenhang. Diese Bäume haben nicht viele Arten geliefert; sie beginnen etwa in der Kulmformation, sind in der mittleren Steinkohlenzeit namentlich als Blattreste außerordentlich häufig und verschwinden erst mit dem Rotliegenden.

In dieser letzten Periode, der des Ausklangs und Aussterbens der Steinkohlengewächse, treten noch einige andere nacktsamige Gewächse zuerst auf, die für die Pflanzenwelt wieder „einige Schritte vorwärts" bedeuten und gewissermaßen den Vorgeschmack von dem darstellen, was man von der nächsten großen Entwicklungsperiode der Pflanzenwelt zu erwarten hat. Da ist zunächst das Erscheinen der ersten echten Nadelbäume, der Walchien (Abb. 114), deren benadelte Zweige manchmal eine auffallende Ähnlichkeit mit den Zweigen einer noch lebenden Araucarie (A. excelsa), der „Zimmertanne", haben. Zweige dieser Art finden sich besonders im europäischen Rotliegenden außerordentlich verbreitet und stellenweise häufig. Von diesen Gewächsen kennt man auch Zapfen, deren Einzelheiten aber ungenügend bekannt sind. Diese Walchien waren offenbar baumförmig, und ihre zum Teil gewaltigen Stämme sind es neben denen der Cordaiten, die an verschiedenen Stellen des Rotliegenden die versteinerten Wälder dieser Formation geliefert haben, an denen besonders die Gegend von Chemnitz, dann Böhmen, Mittelfrankreich usw. reich war.

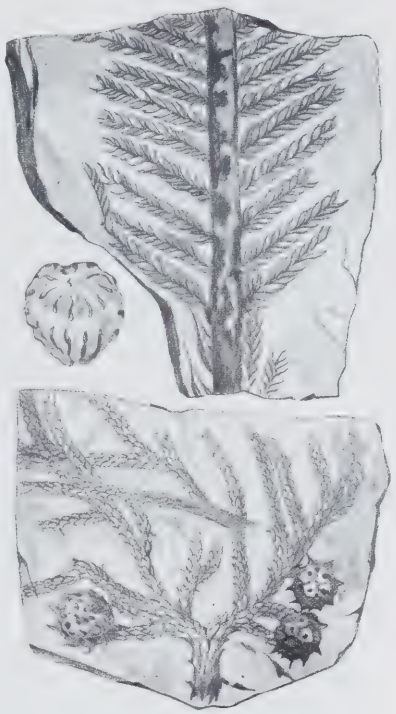


Abb. 114. Formen von Nadelbäumen (Koniferen) aus den älteren Perioden der Erdgeschichte. Oben: Walchia piniformis aus dem Rotliegenden; daneben Zapfen von Ullmannia aus dem Zechstein; unten: Zweig mit Zapfen von Echinostrobus Sternbergi aus dem weißen Jura.

Während die Walchien im Rotliegenden häufig und charakteristisch sind, sind die Vertreter einiger anderer Pflanzengruppen nur selten zu beobachten, aber trotzdem gerade als Vorläufer der später folgenden Pflanzenwelt um so wichtiger. Wir meinen hiermit das Erscheinen der ersten Angehörigen zweier neuer Nacktsamerstippen, der cycadeenartigen Gewächse (Cycadophyten, „Palmfarne") und der ginkgoartigen Gewächse. Bevor wir aber auf diese übergehen, müssen wir unseren Blick noch auf die Entwicklung der Pflanzenwelt anderer Gegenden des Erdballs, vor allem der Südhemisphäre, richten, wo sich gegen Ende unserer Steinkohlenzeit eine Pflanzenwelt ausbreitete, die ganz selbständige Formen zeigte und mit unserer „permokarbonischen" Pflanzenwelt keine Berührungspunkte aufwies.

Wir hatten gesehen, daß sich in den Gegenden, wo unsere Steinkohlenflora „blühte", eine ziemlich lückenlose Folge derselben von den ältesten Steinkohlenschichten der Kulmzeit bis zum Rotliegenden hinauf darbietet. Wir hatten weiter

Abb. 115. Blätter und (unten) Wurzeln von Glossopteris, einer der charakteristischen Pflanzen der Gondwanaformation. Links oben Aderung des Blattes, vergr.

hervorgehoben, daß verschiedene Charaktertypen unserer Kulmflora ähnlich den oberdevonischen eine weltweite Verbreitung aufzuweisen haben. Von der späteren, eigentlichen Steinkohlenflora kann man das aber nicht sagen. In den Gebieten der Erde, die man als Gondwanaländer bezeichnet, ist von dieser Flora überhaupt nichts zu spüren. Eine unüberbrückte Lücke klafft hier zwischen der ältesten karbonischen Flora und derjenigen, die sich etwa um die Wende der Steinkohlen- und Rotliegendenzeit dort zeigt. Viele dieser Gebiete sind durch das Eintreten einer weitausgedehnten Eiszeit im Perm ausgezeichnet, und in deren Gefolge tritt nun die eigentümliche als Gondwana- oder Glossopteris-Flora bezeichnete Pflanzengemeinschaft auf. Zu den Gondwanagebieten gehören: das südliche Brasilien, Argentinien, die Falklandsinseln, das Gebiet des jetzigen Südpols, Südafrika bis hinauf nach Deutsch-Ostafrika und Madagaskar, nördlich des Äquators Afghanistan, Ostindien, Bengalen, Australien und Neuseeland. Es ist also ein Komplex von Gebieten, der sich „zirkumpolar" um den Südpol herum erstreckt, aber auch in den Vorkommen in Mittelasien weit nach Norden ausholt; Spuren zeigen sich auch noch in Sibirien und nach Westen über das Uralgebiet bis ins nördliche Rußland hinein. Charakterpflanzen sind zunächst die farnartig aussehenden, zungenförmigen Blätter der Glossopteriden (Abb. 115) mit ihrem charakteristischen Adermaschennetz, die man in den typischen Gebieten dieser Pflanzenwelt nirgends vermißt, zu denen dann auch andere farnartige Gewächse hinzutreten. Häufig sind auch verschiedene schachtelhalmartige Gewächse (Phyllotheca) und insbesondere lange, bandförmige Blätter, die an unsere Cordaiten erinnern und wohl auch mit ihnen verwandt sind (Noeggerathiopsis). Die Glossopteris-Flora läßt sich von den ältesten Schichten, wo sie auftritt („Permokarbon") hindurch verfolgen durch Schichten, die unserer Trias entsprechen müssen, bis zum Ende dieser Formation; sie verarmt dann schnell und nähert sich im Gepräge der gewöhnlichen Juraflora. In unseren Gebieten werden dagegen die Pflanzenfunde oberhalb des Rotliegenden lange Formationen hindurch verhältnismäßig spärlich, was damit zusammenhängt, daß bei uns vom Zechstein an durch einen Teil der Trias hindurch Trockengebiete eine Hauptrolle spielen, in denen das Pflanzenwachstum

Waldmoor aus der Steinkohlenzeit.

Links etwas im Hintergrund: Sigillarienbestand, davor Calamiten (Schachtelhalme). Weiter rechts im Mittelgrund Calamitenbestand (Röhricht). In der Mitte des Bildes große Lepidodendren mit Schlinggewächsen, am Fuße davon Farnbäume. Im Vordergrunde davor umgestürzter Sigillarienstamm mit Wurzelstock, überwuchert von Sphenophyllen (Keilblattgewächsen). Rechts am Rande des Bildes großer Cordaitenbaum, hinter dem etwas links ein Megaphyton-Farnbaum, sowie Sigillarien und Lepidodendren sichtbar sind.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

gering war und Fossilien sich schwer erhielten. Erst im Keuper finden wir wieder eine größere Häufigkeit und Ausgiebigkeit der Funde unserer heimischen Pflanzenwelt, die von der permischen so sehr abweicht, daß ein neuerer englischer Forscher diese Kluft für unüberbrückbar hielt und gewissermaßen „ein Reißen der Entwicklung" zu sehen glaubte. Man muß jedoch darauf hinweisen, daß diese Kluft nur scheinbar besteht, und daß an anderen Gebieten der Erde, wo die Existenzbedingungen und Erhaltungsbedingungen für Fossilien besser waren, die Entwicklung sich in ihrem Gang weiter verfolgen läßt.

Die Glossopteris-Flora ist an gewissen Stellen mit unserer heimischen jungkarbonischen Pflanzenwelt in Fühlung getreten, insbesondere im südlichen Brasilien und in Rußland und Sibirien. Das Zusammenkommen der beiderlei Florenelemente ergibt zugleich einen wichtigen Hinweis für das Alter der Glossopteris-Flora, von unserer Steinkohlenflora aus gesehen.

D. Die Zeit der Nacktsamer oder Gymnospermen.

(Zechstein bis unterste Kreide.)

Die Umgrenzung der neuen Entwicklungsperiode des Pflanzenreichs, die durch das gewaltige Anschwellen und Vorherrschen der verschiedenen Gruppen der nacktsamigen Gewächse ihr Gepräge erhalten hat, erscheint auf den ersten Blick auffallend. Aber die auf die Pteridophytenzeit folgende Pflanzenperiode kann man nur als Gymnospermenperiode kennzeichnen, und diese Folge stimmt auch mit der Aufeinanderfolge der Pflanzengruppen im botanischen System vollkommen überein. Wie wir schon hervorhoben, ist zwar die Pflanzenwelt aus den auf das Rotliegende folgenden Perioden bei uns ziemlich spärlich. Aber trotzdem läßt schon der nächste Schichtenkomplex, der eine Anzahl von Pflanzen geliefert hat, nämlich der Kupferschiefer, der fast unmittelbar auf das Rotliegende aufsetzt, ein ganz neues Bild in der Zusammensetzung der Pflanzenwelt erkennen. Vorherrschend sind Koniferen, Nadelbäume, insbesondere die Ullmannien, deren bald kurz-, bald langnadelige Zweige sehr häufig gefunden werden, neben denen die Vorläufer einer anderen Nadelbaumgattung, Voltzia, sich bemerkbar machen. Eine Anzahl anderer, farnartiger Gewächse scheint zu den Pteridospermen zu gehören und enthält sogar noch verschiedene Anklänge an die Rotliegendflora (Callipteris, Taeniopteris). Am bemerkenswertesten sind außerdem die nicht seltenen Funde von Blättern der Gattung Baiera, von der sich Spuren auch schon im Rotliegenden zeigten. Es sind die ersten Angehörigen der Ginkgobäume, über deren Natur man sich zuerst nicht klar werden konnte. So gering die Mannigfaltigkeit dieser Kupferschieferflora sein mag, und obwohl in ihr die Familie der Cycadeen fehlt, die nach den Vorläufern im Rotliegenden schon vorhanden gewesen sein muß, zeigt sich doch eindeutig, daß die Gymnospermen hier schon die Vorherrschaft erlangt haben, und zwar die Koniferen, deren erste Angehörigen im Rotliegenden nur eine Nebenrolle spielten. Selbstredend waren daneben sicher auch noch Farne usw. vorhanden, sie haben sich nur zufällig oder wegen ihrer Zartheit nicht erhalten.

Wir können die Etappen der Flora, die während der Bildung der mächtigen Zechsteinsalze und während des Trockenklimas der Buntsandsteinbildung gegrünt

hat, wegen ihrer Spärlichkeit kurz übergehen. Im Buntsandstein, dem untersten Glied der Triaszeit, hat sich nur lokal eine größere Zahl von Pflanzenresten gefunden, unter denen Koniferen verschiedener Art, Farne und Schachtelhalme hervortreten. Sonst ist aus dem Buntsandstein noch eine eigenartige Pflanze bekannt, Pleuromeia, die man als sukkulente, fleischige, dem Wüstenklima angepaßte Pflanze deutet. Es ist eigentlich weiter nichts wie ein dicker Stengel mit einer zapfenförmigen Blüte am Gipfel und einem Wurzelstock, der bis zu gewissem Grade Ähnlichkeit mit manchen Stigmarien der Steinkohlenformation hat. Da die Oberfläche des Stammes außerdem eine gewisse Ähnlichkeit mit manchen Sigillarien zeigt, so hat man sie als einen letzten Nachläufer der Schuppenbäume der Steinkohlenformation angesprochen und andererseits ihre Verwandtschaft mit den heutigen, schon erwähnten Isoëten betont. Man darf aber die Verwandtschaft mit den karbonischen Lepidophyten sich nicht zu eng vorstellen; es handelt sich in Wirklichkeit um eine recht selbständige Pflanzengruppe.

Eine reiche Pflanzenwelt ist bei uns erst wieder seit dem älteren Keuper erhalten, dem oberen Glied der Triasperiode. Von hier an läßt sich die Entwicklung auch bei uns wieder ausgezeichnet und allmählich verfolgen bis zur unteren Kreide. Die ältere Keuperflora, die schon im ganzen das Gesicht der Juraflora zeigt, ist uns sowohl in Europa als in Nordamerika recht gut erhalten geblieben. Da wir bei einer Betrachtung ihrer Hauptformen zugleich eine Charakteristik der Juraflora und damit des Höhepunktes der mesozoischen Flora gewinnen würden, so betrachten wir die Pflanzenwelt dieser Periode zusammen, wobei wir die Besonderheit jüngerer oder älterer Formen nach Bedarf hervorheben. Gemäß der Rolle, die den Gymnospermen als führenden Pflanzen dieser Epochen zukommt, beschäftigen wir uns zuerst mit ihnen. Am wenigsten fremdartig erscheinen die Koniferen. Wenn auch noch nicht im Keuper, so lassen sich doch im Laufe der Juraformation die meisten der heute existierenden Nadelbaumfamilien nachweisen. Zuerst die einfachsten und ältesten — die allerdings nach den Anschauungen gewisser amerikanischer Botaniker die jüngsten sein sollen —, die Araucarieen, deren Angehörige heute der Südhemisphäre eigentümlich sind. Es sind weniger die ihrer Natur nach oft schwer bestimmbaren benadelten Zweige als Funde von Zapfenschuppen — nach denen ja die Nadelbäume oder Zapfenträger (Koniferen) heute noch unterschieden werden —, sowie eine Anzahl von Stämmen, die ihre Gegenwart im Jura und schon etwas früher verraten. Die Zypressengewächse mit ihren gegenständigen Blättern erscheinen ebenfalls im späteren Jura; die Sumpfzypressenfamilie (Taxodieen), zu denen auch unsere heutigen Mammutbäume gehören, scheinen dagegen schon älteren Datums zu sein, da man die schon im Kupferschiefer erscheinenden Voltzien zu ihrer Verwandtschaft rechnet. Die heute lebende Gattung Sequoia (Mammutbaum) ist schon am Anfang der Kreideformation nachweisbar. Die Eibenbäume (Taxaceen) treten ebenfalls in der Juraformation auf. Die am reichsten entwickelte und anscheinend noch in der Sortentwicklung begriffene Nadelbaumfamilie von heute sind die Tannengewächse oder Abietineen. Spärliche Vorläufer sind in der Juraformation nachweisbar, reichlicher werden sie in der unteren Kreide, im Wealden, mit dem dieser Entwicklungsabschnitt der Pflanzenwelt abschließt. Es sind noch eine große Reihe von Koniferenformen aus dieser

Periode bekannt, sei es in Form von Nadelzweigen, sei es als Zapfen oder in Form von verkieselten Stämmen usw., die man aber bei bestimmten heutigen Familien nicht unterbringen kann, die aber gleichwohl Zeugnis ablegen für die reiche Entwicklung und Mannigfaltigkeit der Nadelbäume in diesen Zeiten der Erdentwicklung.

Abb. 116. Links Ginkgo biloba, der noch lebende Ginkgo-Baum, Zweig mit männlichen Blüten; unten ein Blatt eines Ginkgo-Baumes aus dem Jura; rechts Baiera-Blatt, eine Ginkgoform aus dem Lias.

Einer bedeutend fremdartigeren Gruppe können wir uns nunmehr zuwenden, die in der heutigen Flora nur noch einen einzigen Vertreter hat, von dem wir schon gelegentlich gesprochen haben: den Ginkgobäumen (Abb. 116). Ihre Vorläufer beobachteten wir schon in zerstreuten Funden im Rotliegenden und im Zechstein. Diese älteren Formen, ausnahmslos Blätter, weichen von dem heutigen, meist zweiteiligen, kompakten Ginkgoblatt, außer durch oft bedeutendere Größe, durch die viel stärkere Zerteilung der Spreite ab. Im Jura stellen sich dagegen schon zahlreiche Vertreter mit Blättern ein, die den heutigen Ginkgoblättern ähneln. Die Blütenverhältnisse der ehemaligen Ginkgobäume sind nicht genau bekannt, doch gibt es eine ganze Anzahl von Funden von Blütenständen mit Pollensäcken, also männlicher Blüten, die man mit gutem Grunde zu den Ginkgoblättern rechnet und die der heutigen männlichen Ginkgoblüte ähneln (Abb. 116). Die zahlreichsten Angehörigen dieser eigenartigen Pflanzengruppe hat die Juraformation geliefert, und diese Gewächse waren im allgemeinen damals über die ganze Erde verbreitet. Die Artenzahl nimmt aber schon in der untersten Kreide sehr schnell ab; in der späteren Kreidezeit und in der Braunkohlenzeit werden ihre Reste bereits außerordentlich spärlich. Daß sie indes auch in der späteren Braunkohlenzeit, fast bis zum Hereinbrechen der Eiszeit, in Mitteleuropa noch vorhanden waren, geht gerade aus neueren Funden im deutschen Pliocän hervor. Die Gruppe hat dann mit der einzigen noch lebenden Art, Ginkgo biloba, im östlichen Asien ihr letztes Asyl ge-

Abb. 117. Blatt und Blüten (links) von Bennettiteen, einer ausgestorbenen Cycadophytenfamilie des Mesozoikums. Rechts: Blatt von Zamites Feneonis aus dem weißen Jura (etwas verkl.). Links: Rekonstruierte Blüte einer Cycadeoidea aus der älteren nordamerikanischen Kreide. Es sind die Hüllblätter und Staubbeutelträger sichtbar. Nach einem von Wieland hergestellten Modell in „Aus Natur u. Museum" (vergr.).

funden, wo indes die Pflanze auch nur durch Kultur herübergerettet zu sein scheint und in wildem Zustande noch nicht mit Sicherheit gefunden ist. Außer den eigentlichen Ginkgobäumen mit ihren unverkennbaren Blättern gibt es im Mittelalter der Erde noch eine ganze Reihe von Blattformen, bei denen man meist aus äußerlichen Gründen eine Verwandtschaft mit der Ginkgofamilie annimmt. Als dritte führende Gruppe der mesozoischen Nacktsamer tritt die Gruppe der Cycadeengewächse (Cycadophyten) hervor. Von dieser Familie existiert heute nur noch die Gruppe der Cycadeen. Es sind Gewächse mit säulen- oder knollenförmigem Stamm und mit einer Krone von fiederpalmenartigen Blättern, die meist außerordentlich dick, lederartig, vielfach gezähnt und in einigen Fällen farnartig aussehen („Palmfarne"). Die Blütenorgane dieser Pflanzen stehen in Zapfen, nur bei einer Gattung Cycas selbst sind die weiblichen Blüten gewöhnliche, der Länge nach stark reduzierte Fiederblätter, die am Rande verschiedene Samen tragen. Es ist dies die primitivste Art der Anbringung der Samen, die bei den Gymnospermen bekannt ist und entsprechend nur noch bei den Pteridospermen wiederkehrt. Der Stamm dieser Gewächse ist mit einem „Panzer" von dichtstehenden Blattfüßen besetzt, von dem Abfall der alten Blätter herrührend. Innen zeigt der Stamm ein Mark und einen Holzkörper von teilweise eigentümlicher Bauart, der im ganzen aber dem der sonstigen Gymnospermen ähnelt.

Diese einzige lebende Gruppe der Cycadophyten, die heute in den wärmeren Gegenden der Erde zu Hause ist, besitzt ihrerseits ein sehr hohes geologisches Alter.

Blattformen, die man dazu rechnen kann, reichen bis ins Permokarbon, jedoch ist dort über die Blütenorgane nichts Näheres bekannt. Im Mesozoikum dagegen, und zwar schon im Keuper, sind Funde von Blütenorganen bekannt, die sicher zu den Cycadeen gehören und z. B. den heutigen Cycasfruchtblättern entsprechen. Zahllos und mannigfaltig sind aber die Funde von Blättern, die man früher mehr oder weniger alle zu „Cycadeen" rechnete. Außer den Cycadeen selbst (und noch anderen, ihnen sehr nahestehenden Pflanzengruppen) nimmt aber eine im Jura und der untersten Kreide in großer Mannigfaltigkeit hervortretende, vollständig ausgestorbene Pflanzengruppe einen beträchtlichen Teil dieser Blattfunde für sich in Anspruch: die Bennettiteen (Cycadeoideae) (Abb. 117). Man kennt zwar diese höchst interessante Pflanzengruppe schon länger, aber erst in diesem Jahrhundert hat man sie durch Auffindung sehr gut erhaltener Exemplare und durch rationelle Ausnutzung der neuzeitlichen Präparationsmethoden genauer kennengelernt. Um einen Begriff von der Art dieser Pflanze zu geben, besprechen wir kurz die Struktur der ältesten bekannten Blüte dieser Art: Bennettites Gibsonianus), die verkieselt erhalten ist. Sie besteht aus einem Blütenboden, auf dem eine ganze Reihe von gestielten Samen aufsitzen. Zwischen diesen gestielten Samen befinden sich blattartige Organe, die sich vorne keulenförmig verdicken, miteinander verwachsen und sich zu einer festen, panzerartigen Umkleidung der weiblichen Blütenorgane vereinigen, die auf diese Weise eine charakteristische und eigentümliche Felderung aufweisen. Zwischen einer Anzahl von diesen Feldern bleiben Öffnungen, Durchtritte, frei, die zu den unterhalb der Oberfläche dieses „Deckpanzers" gelegenen Samen oder Samenanlagen führen. Nach diesem Typus sind die weiblichen Blüten aller Bennettiteen gebaut, wobei die Form des Blütenbodens, die Länge der Samenstiele usw. verschieden sein kann. Männliche, pollentragende Organe dieser Pflanzen kennt man ebenfalls. Sie kommen z. T. als besondere Blüten vor, die an der Innenseite die Pollensäcke tragen. Die Blüten waren in vielen Fällen eingeschlechtig, doch gibt es auch eine große Anzahl von Arten und Gruppen, bei denen zweigeschlechtige Blüten vorkamen. Weniger oder selten scheint dies bei den sternförmigen Blüten der Williamsonieen der Fall gewesen zu sein, die zu den häufiger gefundenen Bennettiteenblüten gehören („cliff roses", Klippenrosen der Engländer), regelmäßig dagegen bei der Gruppe der Wielandiellen und häufig bei den eigentlichen Cycadeoidea-Arten. Die letztgenannten sind besonders häufig in der untersten Kreide gefunden worden und bezeichnen einen letzten Höhepunkt der Entwicklung dieser Gruppe; die Williamsonien und Verwandte haben besonders die Juraflora belebt. Im oberen Keuper treten die ersten nur in wenigen Arten bekannten Wielandiellen auf. Diese fallen schon durch ihre Verzweigung vollständig aus dem Rahmen der Cycadeoideen heraus, die trotz ihrer abweichenden Blütenverhältnisse wenigstens dem äußeren Ansehen nach recht an heutige Cycadeen erinnert haben müssen.

Ein Bild von dem Aussehen einer Cycadeoidea gibt Abb. 118. Der knollenförmige Stamm ähnelt durchaus dem heutiger Cycadeen. Dagegen sind die Blüten selber sowohl nach ihrem Bau als nach ihrer Anordnung an der Pflanze ganz verschieden. Die Blüten stecken nämlich zwischen den Blattfüßen am Stamme selbst und sind wie geschützt zwischen diese versenkt. Da die Stämme verkieselt sind, hat

man die Blüten aus dem außerordentlich harten Material mit dem Diamantbohrer herausschneiden müssen. Ihre Untersuchung ergab, daß der weibliche Blütenteil ungefähr nach Art der Bennettites-Blüte gebaut war. Dieses Blütenorgan war von einem Ring von Staubfäden umgeben, die vielfach noch das Ansehen von kleinen gefiederten Farnblättern hatten, deren Seitenteile mit Pollensäcken behangen waren; in den Jugendstadien waren sie wie Farnblätter eingerollt. Das Ganze war dann noch von Hochblättern umgeben. Man hat bei diesen Blüten die Beobachtung gemacht, daß die männlichen „Staubfäden" zuerst reif wurden, abgeworfen wurden, und daß dann erst der weibliche Blütenteil zur Reife kam. Sieht man von den zweifellos gymnospermenartigen vegetativen Organen dieser eigenartigen und trotz aller Übereinstimmung vielgestaltigen Pflanzenfamilie ab und betrachtet man die Blütenorgane allein, so drängen sich in der Art der Blüten Eigenschaften hervor, die unwillkürlich an echte Blumen, Angiospermenblüten erinnern. Die Stellung des Fruchtorganes im Zentrum, das bei den zweigeschlechtigen umgeben wird von einem Staubfadenkreis, erinnert besonders stark an die Familie der Vielfrüchtler oder Hahnenfußgewächse, mit denen man daher auch versucht hat, die Bennettiteen in nähere Verbindung zu bringen. Wenn auch die Bennettiteen nicht als unmittelbarer Übergang zu den Angiospermen betrachtet werden können, so behalten sie ihre Bedeutung doch als eine Gymnospermensippe, die eine große Anzahl von Einrichtungen besitzt, die man heute nur von den echten Blumen kennt.

Abb. 118. Stamm einer Cycadeoidea aus der unteren nordamerikanischen Kreide; zwischen den Blattfüßen sind die zahlreichen Blüten deutlich sichtbar, die Abb. 117 links entsprechen. Nach Wieland. Etwas verkleinert.

Ähnlich wie alle echten mesozoischen Pflanzengruppen nehmen Bennettiteen nach der unteren Kreidezeit schnell ab. Nur wenige Spuren sind noch in der oberen Kreide bemerkbar. Neben ihnen und den anderen besprochenen Gymnospermengruppen gab es im Mesozoikum anscheinend noch eine ganze Menge von Gymnospermenpflanzen, über deren nähere Verwandtschaft wir nicht weiter orientiert sind, über deren Blütenorgane man teilweise überhaupt nichts weiß. Wir erwähnen nur noch, daß vom Keuper bis zum Jura eine ganze Reihe von meist dickledrigen, farnartigen Gewächsen auftreten, von denen man jetzt wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen kann, daß sie nacktsamige Gewächse darstellen (Thinnfeldia, Cycadopteris usw.), allerdings meist nur aus dem Grunde, daß man an ihnen

niemals die charakteristischen Farnsporangien gefunden hat. Eine häufige, wie es scheint natürliche, Gruppe bilden noch die Nilssonien, deren Blattreste in Form von lang bandförmigen Taeniopteris-Formen auftreten, aber auch als gefiederte Blätter nach Art der vorgenannten Pterophyllen, von denen sie sich aber in verschiedener Beziehung unterscheiden. Man weiß von ihnen ein wenig über die Blütenorgane, da man Samenhaufen inmitten der schopfförmig gestellten Blätter gefunden hat; von den männlichen Blüten ist aber nichts bekannt.

Wenn auch die Gymnospermen sowohl durch ihre Zahl wie auch die Einzelgröße der Individuen als tonangebende Gewächse des Mittelalters der Pflanzenwelt anzusprechen sind, so waren sie natürlich keineswegs die einzigen Gewächse. Die Farne und Schachtelhalme sind in diesen Erdperioden keineswegs nebensächliche Florenbestandteile, die überdies durch ihre charakteristischen Formen auffallen. Unter diesen Farngruppen finden wir nun schon zahlreicher solche, die mit lebenden Gruppen in naher Beziehung stehen. Einige dieser heute noch lebenden Gruppen sind allerdings außerordentlich zusammengeschmolzen und erfahren erst durch ihre fossilen Vorahnen gewissermaßen die richtige Beleuchtung. Es sind z. T. ähnlich wie Ginkgo „lebende Fossilien", die als Fremdlinge sich in die heutige Pflanzenwelt hinübergerettet haben. Das klassische Beispiel hierfür bilden die Matonia-Farne mit ihren gestielten, schirmförmigen Wedeln, die heute nur noch in zwei Arten vorkommen, von denen die uns besonders interessierende Matonia pectinata ein letztes Asyl in Malakka und Nordborneo gefunden hat. Ihr ziemlich ähnliche Formen treten in weiter Verbreitung und Häufigkeit in der unteren Kreide auf (Matonidium), und andere Verwandte (Laccopteris) (Abb. 119) waren regelmäßig Angehörige der Juraflora. Den Matonieen nähergestanden haben, was nach den heutigen Vertretern allerdings nicht so aussieht, die Dipteris-Farne, die z. T. heute mit Matonia zusammen vorkommen, aber auf den Sundainseln und in Polynesien noch weiter verbreitet sind. Ihre Verwandten reichen ebenfalls bis in die Keuperformation zurück, mit der wir die Betrachtung der eigentlichen mesozoischen Flora begonnen haben. Hier treten bereits die Gattungen Clathropteris und Camptopteris und Dictophyllum auf. Die Farne dieser Gruppe zeigten eine kompliziertere Maschenaderung nach Art unserer heutigen Laubblätter. An ihr sind diese Farnreste sehr leicht zu erkennen, und wegen der Ähnlichkeit mit der Laubblattaderung sind sie manchmal irrtümlich für Laubblätter gehalten worden. Ihre Blütezeit erlischt mit der Jurazeit, und ihre letzten Formen aus der unteren Kreide sind bedeutend kleiner als die großen Arten der Juraformation, ähneln aber auffällig manchen heutigen Dipteris-Arten. Obwohl sie sich gleich den Matonien in die Jetztzeit hinübergerettet haben, sind fossile Spuren von beiden Gruppen in der jüngsten Entwicklungsperiode der Pflanzenwelt außerordentlich gering. Eine Matonia ist in der oberen Kreide bekannt, während von der anderen Gruppe keine sichtbaren Spuren gefunden worden sind.

Ähnlich häufig sind speziell in der Juraformation eine Anzahl von Farnen, die man als Todites benennt, nach einer heute noch lebenden, nur in Südafrika und Neuseeland vorkommenden Farngattung Todea, die bei den Forschern wegen ihres unförmlichen, z. T. zentnerschweren Wurzelstockes Befremden erregt hat. Sie ist übrigens mit unserem Königsfarn (Osmunda regalis) verwandt, existiert aber

Abb. 119. Blatt einer Art von Laccopteris aus dem unteren Jura (verkl.); unten rechts ein Stück von Clathropteris aus der gleichen Zeit mit der charakteristischen Aderung (vergr.).

heute auch nur noch als „lebendes Fossil", während im Mittelalter der Erde ihre schönen großen Wedel an den meisten Fundorten von Jurapflanzen vorkommen.

Auch Schachtelhalme treten in verschiedenen Formen als Glieder der Flora in diesen Perioden auf. Wie in der Steinkohlenformation und heute liebten sie mit Vorliebe Sandböden. Teils waren es kleine, krautige Formen, in ihrer Größe und in ihrem Blütenbau mit den heutigen übereinstimmend, teils waren es dickere und offenbar auch höhere Gewächse; die Blätter waren z. T. scheidig verwachsen wie heute, z. T. fein zerteilt und erinnern dann noch sehr an die der Steinkohlencalamiten. Es scheint jedoch, als ob an Schachtelhalmen diese mittelalterliche Flora gegenüber den heutigen nichts Besonderes bietet, abgesehen von der oft beträchtlichen Größe. Es waren offenbar schon echte Schachtelhalme, die mit Calamiten nichts zu tun hatten.

Im Keuper begegnen uns nun auch sichere Stücke von Lebermoosen, und zwar sind es meist solche, die unserer bekannten Marchantia ähnlich sehen und auch als verwandt mit ihr gelten. Die ältesten Lebermoose hat man erst ganz kürzlich in der (englischen) Steinkohlenformation entdeckt (Walton), wo sie sich dem Forscherauge bisher entzogen hatten. Von den Laubmoosen hat man von der oberen Kreide ab Spuren aufgefunden.

Daß auch noch niedere Pflanzen in diesen Perioden der Erde, wie überhaupt in allen Perioden seit ihrem Auftreten und auch noch heute, ihre Rolle spielten, hatten wir schon angedeutet; daß man von diesen nur wenig findet, liegt an der Zartheit und Hinfälligkeit des Algenkörpers. Unter ihnen gibt es jedoch solche,

die zum Aufbau ihres Körpers Mineralausscheidungen benutzen, ähnlich den Korallentieren, und von diesen spielen die Kalkalgen, wie wir schon früher sahen, eine besondere Rolle. Wir können hier erwähnen, daß sie, und zwar Meeresalgen, in der Triasformation eine besondere Bedeutung erlangten; ihre kalkigen Körper haben das Baumaterial zu Schichten von Hunderten von Metern Mächtigkeit geliefert, die bei uns besonders in der oberen alpinen Trias vorkommen (Diploporakalke usw.), die sich beim Anschleifen oder Verwittern ganz und gar von den röhrenförmigen Körpern dieser Kalkalgen erfüllt zeigen.

Überblicken wir die Flora, die zur Zeit der Trias und Juraformation die Erde bekleidete, so gewährt sie nicht mehr einen so fremdartigen Anblick für uns wie die paläozoische, besonders die Steinkohlenflora. Die Koniferen, die Ginkgobäume, die Cycadeen sind zwar in ihren Nachkommen keine häufigen Angehörigen der heutigen Flora, aber es sind uns doch keine völligen Fremdlinge, wie die Lepidophyten und Pteridospermen und andere Gewächse des Karbons. Eins aber fehlt für unsere Begriffe doch in dieser Flora und läßt sie uns kalt und farblos erscheinen: das ist der Mangel an Blumen, von denen die Blüten der eigenartigen Bennettiteen höchstens eine Art von mangelhaftem Vorgeschmack geben. Die Blumen, der schönste Schmuck unserer Flora, sind erst eine Errungenschaft der nächsten und letzten Entwicklungsperiode der Pflanzenwelt, der Neuzeit, in der wir heute noch stehen.

E. Die Zeit der Bedecktsamer oder Angiospermen.

(Untere Kreide [Gault] bis Jetztzeit.)

Wir hatten in den vorhergehenden Kapiteln bereits angedeutet, welche Pflanzenwelt der jüngsten Entwicklungsperiode des Pflanzenreichs den Stempel aufdrückt. Der Zeitpunkt, wann diese Bedecktsamigen, die Blumenpflanzen, zuerst auf der Erdoberfläche erschienen, läßt sich nicht genau angeben. Man weiß aber jetzt, daß sie in größerer Zahl an den verschiedensten Punkten der Erde gegen Ende der unteren Kreidezeit schon weit und zahlreich verbreitet waren, und zwar in Formen, die mit den heutigen nahe Beziehungen aufweisen. Die Blattreste, die die Überzahl dieser fossilen Gewächse darstellen, sind zwar in vielen Fällen nicht genau bestimmbar, aber an einer Anzahl von ihnen, ferner an Fruchtresten und an gut erhaltenen verkieselten Stämmen erkennt man bereits zu Anfang dieser Neuzeit der Pflanzenwelt, daß umwälzende Veränderungen seitdem nicht mehr eingetreten sind; man kann gut erhaltene Fossilien oft mit voller Sicherheit in die heute noch lebenden Familien einreihen. Fundorte, an denen solche ältesten Angiospermenreste gefunden sind, liegen in Nordamerika (Maryland), Grönland, England und Portugal, anscheinend auch in Australien und Madagaskar, sind also über den ganzen Erdball verteilt. Bei uns in Deutschland sind erst etwas später, frühestens im Cenoman (mittlere Kreide), Angiospermenstücke bemerkbar, und man kann sich kaum einen stärkeren Gegensatz in der Zusammensetzung der Flora dieser Schichten und der der untersten Kreide, des Wealden und Neocoms, denken, die noch keine Spur von Gräsern, Laubbäumen und anderen Angiospermen aufweisen. Man weiß jetzt aber, daß schon etwa zur Gaultzeit, gegen Schluß der unteren Kreide, die Angio-

spermen in Mengen in der Flora auftraten und von dann ihren Siegeszug über den Erdball angetreten haben. Wir haben deswegen noch in der Kreideformation selber im ganzen das heutige Verhältnis der Zusammensetzung der Flora. Die Gymnospermen und Farne sind zwar keineswegs verschwunden, treten aber mehr und mehr zurück.

Ob die in diesen Erdperioden vorkommenden Angiospermen wirklich die ältesten dieser Pflanzengruppe gewesen sind, ist nicht sicher; man muß sich auf jeden Fall wundern, in welchem Formenreichtum sie bereits auftreten und wie nahe sie sich an die späteren und heutigen Arten anschließen. Man hat deswegen daran gedacht, daß sie früher, etwa in der Juraformation, als untergeordnete Bestandteile der Flora bereits existiert haben, daß aber von ihnen keine sicheren Spuren hinterblieben sind. In der Tat hat man in der Juraformation einige Blatt- und Fruchtreste gefunden, bei denen man, wenn sie in jüngeren Perioden gefunden werden, wohl kaum Anstand genommen hätte, sie zu den Angiospermen zu rechnen. Inmitten der mesozoischen Flora glaubt man sie aber mit einigem Mißtrauen betrachten zu müssen; man kann sich über sie, da es nur kleine Blatt- und Fruchtblättchen sind, und da auch die charakteristischen Stämme der Laubbäume im Jura noch niemals gefunden sind, nicht völlig klar werden. Man muß in dieser Frage weiterhin in Betracht ziehen, daß das Allermeiste, was uns von fossilen Floren erhalten ist, aus Flachländern stammt; die Pflanzenwelt der hochgelegenen Gebirgswelt und auch die der Trockengebiete ist so gut wie unbekannt. Es wäre also denkbar, daß hier die Angiospermen bereits vor der Kreide ihr Dasein begonnen und sich dann aus allerdings unerfindlichen Ursachen, etwa um die Gaultzeit herum, über die ganze Erdoberfläche verbreitet haben.

Eine naheliegende Frage ist, ob von den Angiospermen sich die Monokotylen oder Einkeimblättrigen (Gräser, Liliengewächse, Palmen usw.) oder die Dikotylen (Zweikeimblättrigen) zuerst auf der Erdoberfläche entwickelt haben. Diese Frage läßt sich auf Grund der Funde von Pflanzenfossilien nicht beantworten. In Nordamerika (Maryland), wo die reichsten Fundstätten der ältesten Angiospermenflora ausgebeutet worden sind, treten etwa gleichzeitig beide Pflanzengruppen nebeneinander auf, wobei allerdings die Monokotylen in der Zahl wie auch heute außerordentlich zurückstehen. Man sieht nach Engler und seinen Vorgängern die Angiospermen als die höheren und von diesen die Kompositen (Korbblütler) als die kompliziertesten an. Andererseits vertreten Botaniker wie Wettstein den anderen Standpunkt, und wenn man sich die kompliziertesten Monokotylen, die Orchideen, mit ihrer unglaublichen Formenfülle, Blütenpracht und Raffiniertheit der Anpassung ihres Blütenapparates an bestimmte Insekten vergegenwärtigt, so kann man auch diese Anschauung verstehen. Die Monokotylenreste treten als Fossilien gegenüber den Angiospermen überhaupt außerordentlich zurück, und das liegt daran, daß die meisten Pflanzenfamilien krautig waren, und gerade von den krautigen Gewächsen hat sich fossil — erklärlicherweise — auch bei den Angiospermen am wenigsten erhalten.

Die allermeisten Fossilien dieser Pflanzengruppen stammen von Bäumen und von Wasserpflanzen. Von den sonstigen, auch den krautigen Pflanzenfamilien erhalten sich noch am ehesten die oft sehr widerstandsfähigen Samen. Wir wollen

die Angiospermen in den Vordergrund rücken, wie es schon ihre Überzahl verlangt, aber auch die übrigen Mitglieder dieser Pflanzenwelt nicht vergessen, insbesondere die Koniferen, von denen auch hier eine Fülle von interessanten Arten und Gattungen die Pflanzenwelt belebt hat.

Bevor wir hierzu übergehen, werfen wir noch einen Blick auf eine Erscheinung, die uns die großen Entwicklungsperioden der Pflanzenwelt überhaupt darbieten, auf die wir bereits früher mehrfach hingewiesen hatten. Das Mesozoikum der Organismenwelt, wie es in der Erdgeschichte gewöhnlich abgegrenzt wird, endet erst mit der oberen Kreideformation unterhalb des Tertiärs, der Braunkohlenformation. Zu dieser Zeit sterben die Ammoniten, Belemniten, die Saurier aus, und mit dem Anfang des Tertiärs tritt die mächtige Entwicklung der Säugetierwelt und der Vögel und offenbar auch die Entwicklung einer besonderen Insektenwelt ein. Die Pflanzenwelt der Jetztzeit dagegen hat ihre Vorherrschaft auf der Erdoberfläche bereits in der Mitte der Kreideformation erlangt. Es scheint, daß die Angiospermenflora als die Grundlage der Existenz Säugetiere, Vögel und eines Teiles der Insektenwelt angesehen werden muß. Unter diesem Gesichtspunkt ist es verständlich, daß die Säugetierperiode erst in die Erscheinung trat, nachdem die für sie nötige Pflanzenwelt zur Verfügung stand. Wir haben hier vielleicht das deutlichste Anzeichen dafür, daß sich die großen Entwicklungsperioden der Tier- und Pflanzenwelt nicht genau decken, sondern daß die Pflanzenwelt der Tierwelt gewissermaßen voraneilt.

Es ist im Rahmen unserer gedrängten Darstellung nicht möglich, auch nur einen Teil der zahllosen fossilen Reste der Angiospermenwelt zu besprechen; es muß genügen, einige wesentliche Punkte zu betrachten, die für die Entwicklung der Pflanzenwelt eine besondere Bedeutung haben. Unter diesen spielen eine besondere Rolle gerade die ältesten Angiospermen, weil sie Kunde davon gaben, welche heute noch lebenden Pflanzenfamilien in dieser ersten Angiospermenzeit bereits vorhanden waren. Zu diesen Familien gehören insbesondere die Lorbeergewächse, die Magnolien und die Kätzchenträger. Von den Lorbeergewächsen wird der tropische Sassafras, unter den Kätzchenträgern z. B. Angehörige der Gattung Populus (Pappel) schon im Anfang der Angiospermenära angegeben; die da bekannten Formen sind bereits außerordentlich zahlreich, leider aber in ihrer Zugehörigkeit oft wenig klargestellt. Dies gilt auch für viele und sogar z. T. sehr häufige und bekannte Formen der Kreideflora überhaupt. In der oberen Kreide spielen u. a. die als Dryophyllum bekannten, länglichen, gezähnten Blätter eine Rolle, die als mit tropischen Eichen verwandt angesehen werden. Sie haben mit unseren heimischen Eichenblättern wenig Ähnlichkeit, dagegen um so mehr mit der echten Kastanie, die ja mit den Eichen am nächsten verwandt ist. Von den Magnoliengewächsen geben Fruchtfunde nicht nur Kenntnis von der Existenz der Magnolien selbst, sondern auch die Vorfahren des Tulpenbaumes, Liriodendron, mit seinen unverkennbaren Blättern, haben Spuren hinterlassen. Von den Gewächsen aus der Feigenfamilie werden eine Menge angegeben; sicher ist jedenfalls, daß in der mittleren Kreide Grönlands bereits Verwandte der heutigen Brotfruchtbäume (Artocarpus) existierten. In der oberen Kreide sind weit verbreitet noch zwei Formen, die zwar an sich leicht kenntlich und charakteristisch sind, deren nähere

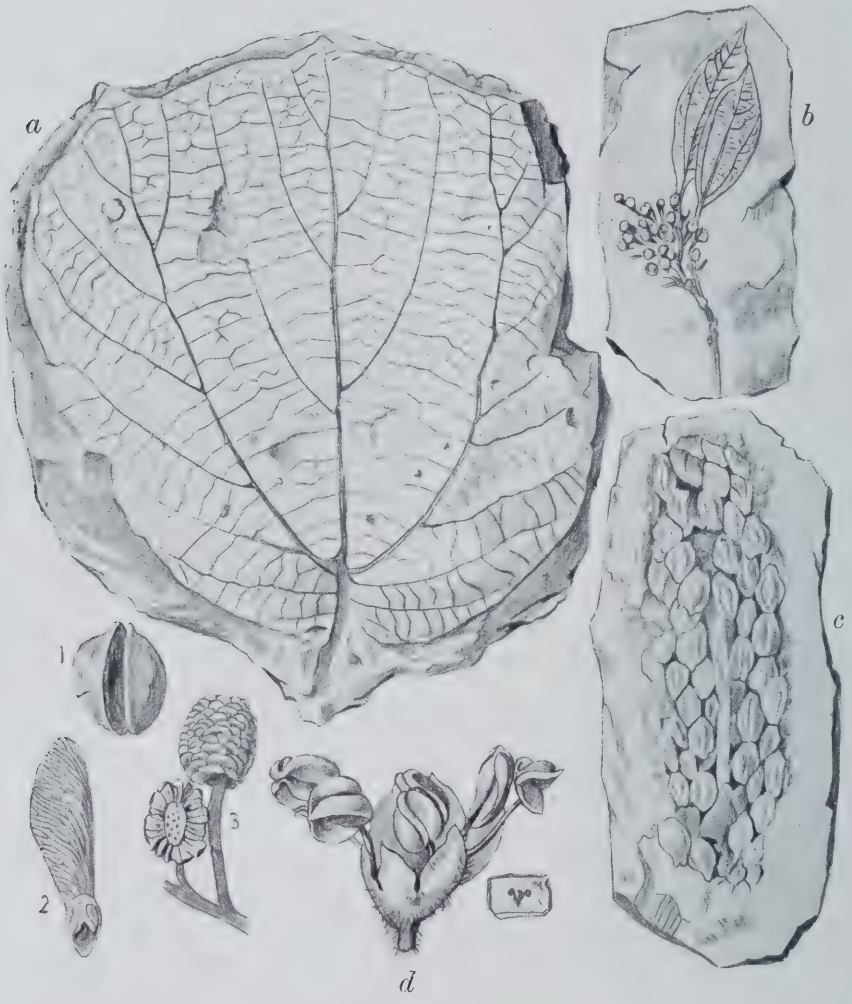


Abb. 120. Verschiedene Reste von Angiospermen aus der Kreide- und Tertiärzeit.
a) Credneria aus der oberen Kreide. b) Zweig eines Zimtbaumes mit Blütenresten aus dem Tertiär. c) Magnolia-Frucht aus dem Tertiär von Grönland. d) Blüte eines Eichbaumes, in Bernstein eingeschlossen, links vergrößert. 1. Kern eines Walnußbaumes (Carya ventricosa) aus der Braunkohle. 2. Ahornfrucht (Acer trilobatum) aus dem oberen Tertiär. 3. Früchte einer Erle (Alnus) aus dem Tertiär.

Verwandtschaft aber bis heute noch nicht befriedigend geklärt werden konnte. Es sind einerseits die Dewalqueen mit drei- bis fünfteiligen Blättern, die man mit sehr verschiedenen Pflanzen in Verbindung gebracht hat; besonders aber die Crednerien (Abb. 120), die stellenweise sehr häufig sind. Am ersten kommt für sie eine Verwandtschaft mit den heutigen Platanen in Frage. Klare Auskunft über die Existenz der Seerosengewächse (Nymphaeaceen) erhalten wir dagegen durch die unverkennbaren, radialstrahlig geaderten, runden Blätter, die den meisten dieser Gewächse eigentümlich sind. Recht sichere Anzeichen ihrer Gegenwart in der Kreidezeit haben auch einige Angehörige der Myrtenfamilie hinterlassen, und zwar die

aromatischen Eucalyptusbäume, die heute vornehmlich in Australien zu Hause sind. Neben den Angiospermen waren in der Kreideformation Gymnospermen reichlich vertreten, und hier sind es besonders die Angehörigen der Sumpfzypressenfamilie, der Taxodieen, die ihre große Rolle im Tertiär schon vorbereiten. Die Tannengewächse, die Abietineen, deren Anfänge in die Juraformation hinuntergehen, haben in der Kreide offenbar bereits eine lange Entwicklung hinter sich, und sehr viele Formen lassen sich bei den heutigen Gattungen dieser Familie ohne weiteres unterbringen. Diese Zeit ist aber noch besonders charakteristisch durch das Auftreten der Koniferen, die in anatomischer Beziehung Charaktere der viel älteren Araucarieen und Abietineen verbinden. Andere Gymnospermenfamilien, wie die Cycadeen und Ginkgobäume, existierten ebenfalls noch, waren aber bereits zu der Rolle von „geduldeten" Überresten der mesozoischen Flora herabgedrückt. Farngewächse und andere niedere Pflanzen spielen in den Pflanzenfunden nur stellenweise eine nennenswerte Rolle. Sehr wichtig für die Kenntnis der Kreideflora sind auch noch die verkieselten Holzstämme, die unter dem Mikroskop oft genauere Auskunft über ihre Verwandtschaft geben als äußerlich schön erhaltene, in Wirklichkeit aber oft nichtssagende Blattreste.

Von dem Einschnitt zwischen Tertiär und oberer Kreide, der für die Entwicklung der Tierwelt so außerordentlich fühlbar ist, merkt man in der Entwicklung der Pflanzenwelt wenig. Zu den charakteristischen Bestandteilen der Eocänflora unserer Breiten gehören vor allem auch die Palmen, deren erstes Auftreten aber bereits in die obere Kreidezeit zurückreicht. Man kennt sowohl Blattreste, die die Existenz schöner Fieder- und Fächerpalmen beweisen, als auch verkieselte Stämme, die bei den Palmen leicht erkennbar sind, und auch hie und da Früchte, von denen besonders bekannt sind die Nipadites genannten großen runden Samen, die denen der heutigen tropischen Nipapalme ähneln. Die Flora scheint hier wie in der Kreide tropischen Charakter gehabt zu haben, und die sonstigen Pflanzenfunde aus dieser Zeit bestätigen dies.

In die Eocänzeit setzt man jetzt meist auch bei uns die älteren Braunkohlen, die im Gebiet des Magdeburgischen, des Halleschen, in der Zeitz-Weißenfelser Gegend und im Sächsisch-Thüringischen den Gegenstand eines ausgedehnten Bergbaus bilden. Die Flora dieser Braunkohle ist verhältnismäßig reich, macht aber in ihrer Deutung viele Schwierigkeiten. Früher wurde die Flora zu der nächstjüngeren Stufe des Tertiärs gerechnet, dem Oligocän, aus dem Pflanzenfunde ebenfalls aus verschiedenen Gebieten der Erde reichlich bekannt sind. Sehr reich sind die Floren des älteren Tertiärs, besonders des Eocäns von Nordamerika. Niedere Pflanzen fehlen in dieser Braunkohlenflora zwar nicht, treten aber sehr zurück. Außer den im ganzen Tertiär häufigen Polypodiaceen, zu denen die meisten unserer heutigen Farne gehören, begegnet man in der ältesten Braunkohle bei uns noch hier und da den Gleichenia-Farnen und einem „Königsfarn", Osmunda lignitum, der nach der Braunkohle seinen Namen hat und mit einer heutigen javanischen Art, also einer Tropenform, verwandt ist. Moosreste sind außerordentlich spärlich, doch war diese Pflanzengruppe damals bereits vorhanden, wie ihre Einschlüsse in Bernstein beweisen.

Unter den höheren Pflanzen des Eocäns und Oligocäns, die wir hier passend zusammenfassen, spielen von Monokotylen die Palmen eine beträchtliche Rolle;

für die meisten Monokotyten gilt dagegen, daß ihre nähere Bestimmung Schwierigkeiten macht, da grasartige Blätter, wie sie sich am häufigsten finden, über ihre Zugehörigkeit wenig besagen. Trotzdem hat man auch unter den Monokotylen dieser Periode interessante und von heutigen Formen auch abweichende Reste gefunden.

Die Überzahl der Gewächse an den einzelnen Fundorten dieser und auch der folgenden Abschnitte der Erdgeschichte bis heute zeigt noch mehr die Vorherrschaft der Dikotyledonen als dies vordem der Fall war. Zu diesen gehören z. B. gerade im älteren Tertiär besonders zahlreiche Angehörige der Lorbeerfamilie, unter denen wohl am charakteristischsten die Blätter einiger Zimtbäume sind. Von den Kätzchenträgern stellen sich immer zahlreichere Formen ein, die sich den heutigen nähern. Eichen, Erlen, Birken, Pappeln sind bekannt, deren Verwandte heute weniger bei uns als in Nordamerika und Ostasien zu finden sind. Die letztere Eigenschaft gilt überhaupt für die ganze Tertiärflora, die in viel gleichmäßigerer Zusammensetzung wie heute um die Pole herum (zirkumpolar) verbreitet war; das einheitliche Bild ist erst durch die letzte, diluviale Vereisung zerstört worden.

Verhältnismäßig häufig finden sich auch Blätter sowohl wie Nüsse der Walnußfamilie, sowie Blätter der Gagelfamilie (Myricaceen), von denen bei uns heute nur eine Art, der Gagelstrauch (Myrica Gale), vorkommt. Es scheint, daß Blätter dieser Gruppe häufig Verwechselungen mit einer ganz anderen Pflanzenfamilie veranlaßt haben, den Proteaceen, die in Trockengebieten der Südhemisphäre, namentlich in Australien und in Afrika, verbreitet sind, und die nach den Angaben einiger Autoren auch in unserer Braunkohlenflora eine Rolle gespielt haben sollen. Diese Tertiärflora würde dadurch ein sehr fremdes Gesicht erhalten, was sich wenig mit ihrer sonstigen Zusammensetzung verträgt, die vorwiegend Familien der heutigen europäisch-asiatisch-nordamerikanischen Flora enthält.

Unter den Koniferen dieser Periode zeigen sich nicht nur die heute noch lebenden Familien, sondern auch viele noch existierende Gattungen eindeutig ausgeprägt. Von den Taxodieen begegnen uns auf Schritt und Tritt die Mammutbäume (Sequoia, Abb. 121), die „Sumpfzypressen" (Taxodium) in Formen, die den heutigen Arten sehr ähnlich sehen. Von den Zypressengewächsen gilt dasselbe; die Tannengewächse zeigen bereits die Entwicklung der heutigen Gattungen Tanne (Abies), Fichte (Picea) und Kiefer (Pinus) in fast derselben Weise ausgeprägt wie heute. In den Braunkohlenlagern kommen z. B. Kiefernzapfen nicht selten vor. Die häufigsten Koniferen der Braunkohle sind aber nach den Stämmen, Blättern und Zapfen zu urteilen die Taxodieen gewesen. Besonders interessante Pflanzen unter den Koniferen des Alttertiärs sind die Bernsteinbäume, einmal als Lieferanten des Bernsteinharzes selber und auch, weil die dazugehörigen Hölzer, Blüten und Nadeln in ganz hervorragender Weise als Einschlüsse in diesem ehemaligen Harz erhalten geblieben sind. Die Bernsteineinschlüsse haben auch die besterhaltenen Blüten oder genauer Blumen dieser Erdperiode geliefert, an denen man noch alle Feinheiten der Staubgefäße, der Behaarung usw. studieren kann.

Die Ginkgobäume, die im Mesozoikum in solcher Formenfülle auftraten, sind im Tertiär nur noch lokal und spurenweise aufzufinden; es sind Blätter, die der heutigen Art sehr ähneln. Neuerdings hat man die Anwesenheit dieses echtesten

aller lebenden Fossilien noch bis zum jüngsten Tertiär in Frankreich und Süddeutschland verfolgen können, so daß allem Anscheine nach diese Pflanzengattung damals noch zirkumpolar auf der Nordhemisphäre verbreitet war. Erst der zerstörende Hauch der Eiszeit hat diese und viele andere Pflanzenformen aus dem Pflanzenbild Mitteleuropas beseitigt. Auch die Cycadeen gehören, obwohl sie auf der Nordhemisphäre noch heute in Nordamerika und Japan vorkommen, zu den größten Ausnahmeerscheinungen unter den Pflanzenfossilien, man kennt aber einige Spuren von ihnen auch aus dem südeuropäischen Tertiär; daß sie in dem japanischen Tertiär auch vorkommen, hat bei der heutigen Verbreitung nichts Befremdendes.

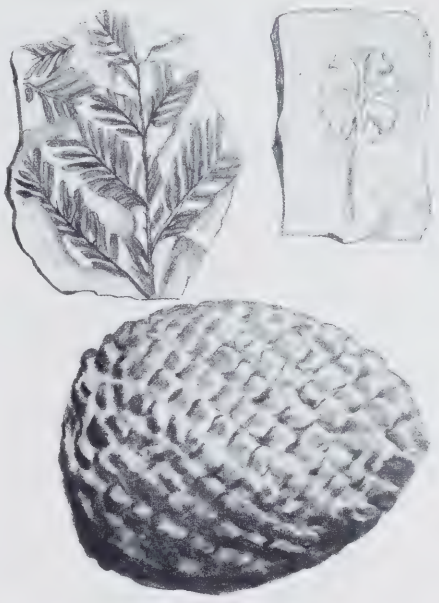


Abb. 121. Oben Stücke von Zweigen und Zapfen von Mammutbäumen aus dem Tertiär (Sequoia). Unten Zapfen einer Araucaria aus der Trias Argentiniens (etwa $^1/_2$).

Die Flora der vielleicht noch braunkohlenreicheren Miocänzeit, mit der man das jüngste Tertiär beginnt, schließt sich eng an die der voraufgehenden Periode an, und zahlreiche Arten gehen aus dem älteren Tertiär in das Miocän hinauf. Es finden sich auch hier noch Lorbeergewächse, wie die Cinnamomum-Arten, von denen wir vorhin sprachen, aber seltener; ferner Magnolien, Ölbäume und Oleanderarten, die ein Licht auf die milderen klimatischen Verhältnisse auch dieser Periode werfen. Unter den Koniferen erlangen verschiedene Taxodieen in der Braunkohlenflora eine vielleicht noch größere Bedeutung als vorher, und es ist bekannt, daß die Mehrzahl der Stämme in der mitteldeutschen jüngeren Braunkohle einer Sequoia-Art und einer Taxodium-Art angehören, obwohl die Sumpfzypresse selber, entgegen früheren Meinungen, eine viel geringere Rolle in der Braunkohle gespielt hat, als man früher annahm. Daß in dieser Periode im allgemeinen mit einer Abkühlung des Klimas gegen das Oligocän zu rechnen ist, geht aus dem starken Zurücktreten der Palmen hervor. Diese fehlen zwar keineswegs im deutschen Miocän und scheinen sogar in der altmiocän-rheinischen Braunkohle noch eine beträchtliche Rolle gespielt zu haben, sie fehlen aber auch nicht in der als jünger angesehenen Lausitzer Braunkohle. In Süddeutschland (Bodenseegebiet) zeigen sich noch im Obermiocän größere Mengen davon. Nachdem ist nördlich der Alpen kein Palmenfund mehr bekannt, dagegen sehr wohl noch im Pliocän der jüngsten, der Eiszeit vorausgehenden Tertiärstufe in Oberitalien, wo ja heute ungefähr noch die Nordgrenze der Palmenverbreitung in Europa verläuft.

Die dikotylen Bäume und Wasserpflanzen sind im Miocän in außerordentlicher Menge gefunden worden; es finden sich unter ihnen wieder viele Formen, deren

Verwandte heute in den Mittelmeergebieten, pontischen Gebieten, in Nordamerika und Ostasien leben, daneben auch solche, die mit heute hier vorkommenden verwandt sind. Die vielen fremdartigen, z. T. tropischen Gewächse der älteren Tertiärflora sind hier allermeist verschwunden oder verschwinden. Viele dieser Formen sind heute noch lebenden Arten so ähnlich, daß man sie von ihnen nicht unterscheiden kann, was auch für viele Koniferen gilt. Überaus mannigfaltig sind die Kätzchenträger (Amentaceen) entwickelt. Es sind Erlen, Birken, Pappeln, Weiden und Eichen vorhanden; eine nahe Verwandte der echten Kastanie ist in unserer Braunkohlenflora manchmal allgemein; Ahornreste treten in vielen Arten auf; an die gelappten Blätter der Ahorne erinnern auch die Vorfahren der aromatischen Styraxpflanze (Liquidambar), mit ebenfalls drei- bis achtlappigen Blättern. Lappige Blätter zeigen ferner verschiedene Weinstockarten, die wenigstens im älteren Tertiär bis nach Grönland hinaufreichten, sowie Platanenarten, von denen Platanus aceroides zu den verbreitetsten der damaligen Pflanzen gehörten. Von Wasserpflanzen kommen außer gewissen Seerosengewächsen als besonders interessante Funde die Früchte der Wassernuß (Trapa) in Frage, die sich bis ins ältere Tertiär oder gar in die Kreide verfolgen lassen. Unter den Walnußgewächsen sind es besonders die Früchte, die sich vermöge der Härte der Nußschalen fossil leicht erhalten und in großer Menge bekannt sind. Auch von den Leguminosen (Hülsenfrüchtlern) sind es besonders die Früchte, die charakteristischen Hülsen, die die Anwesenheit dieser Familien verraten. Lindengewächse, z. T. durch die Fruchtstiele mit dem charakteristischen Hochblatt unverkennbar, gehören ebenfalls zu den Bürgern dieser Flora; man kann kurz sagen, daß eine ganze Reihe der heute lebenden Dikotylenfamilien in der damaligen Flora nachweisbar sind, außer denen, die ganz oder vorzugsweise aus krautigen Formen bestehen. Aber auch von diesen erhalten sich gelegentlich Blätter und besonders kleine Samen wegen ihrer Widerstandsfähigkeit, auf deren Bestimmung man neuerdings mehr Wert legt als früher, gerade weil sie oft die einzigen Reste von Gewächsen sind, von denen sonst keine Spur erhalten wäre.

Kann man in großen Zügen die Miocänflora der Erde schon als die heutige bezeichnen, die sich von dieser weniger durch das Vorhandensein vieler ausgestorbener Formen unterscheidet als durch eine andere geographische Verteilung derselben, so gilt das in noch höherem Maße für die jüngste Tertiärzeit, die der Eiszeit vorangehende Pliocänperiode. Die Veränderung des pflanzengeographischen Bildes vom Tertiär bis heute ist wesentlich ein Werk der Eiszeit gewesen. Sie ist die Ursache gewesen, weshalb außer einigen Überbleibseln namentlich in den Balkanländern die „Tertiärelemente" bei uns ausgestorben sind, die z. B. die nordamerikanische und ostasiatische Koniferenwelt so artenreich gegen die unsrige erscheinen lassen. Auch in Ostasien und in Nordamerika sind sicher seit dem Miocän eine Menge von Pflanzenformen ausgestorben, aber lange nicht in dem Maße wie bei uns, wo der ost-westliche Verlauf der Mittelgebirgs- und Alpenketten ein Ausweichen der Vegetation nach Süden und späteres Wiedervorrücken nach Norden fast unmöglich machen. Man kann daher mit einem gewissen Recht sagen, daß heute noch in Ostasien, noch mehr aber vielleicht in Nordamerika, eine Tertiärflora weiter blüht und gedeiht.

In der Pliocänperiode muß bei uns etwa ein Klima geherrscht haben wie heute, denn die vielfach ähnlichen Vegetationsbedingungen haben es mit sich gebracht, daß die Pliocänzeit eine der heutigen recht ähnliche Flora getragen hat und daß heute noch an den verschiedenen Fundpunkten lebende Arten eine viel größere Rolle spielen als vorher. Wir finden auch in der Pliocänflora noch eine Menge asiatisch-amerikanischer Typen, von denen bekannt ist, daß wir sie heute bei uns als Zierpflanzen vielfach wieder anpflanzen, hierzu gehören z. B. die Sumpfzypressen, Sequoia, die Weymuthskiefer, verschiedene amerikanische Walnußbäume; besonders reich an solchen Formen haben sich die Ablagerungen im südlichen Holland erwiesen, nahe der Südgrenze der Vereisung überhaupt, wo nach den Untersuchungen von Reid eine ganze Menge von „miocänen" Pflanzenformen noch vorkamen. Bei uns kamen von heute noch bei uns lebenden Pflanzen z. B. die Bergkiefer, Zirbelkiefer (Arve), die Fichte, Haselnuß, Weißbirke usw. vor. Pliocäne Floren anderer Fundorte, wie in Südfrankreich, zeigen einen wärmeren Anstrich als die unserer Gegenden und lassen eine pflanzengeographische Gliederung ziemlich scharf erkennen. Es kamen dort z. B. vor die Silberpappel, Zitterpappel, Rotbuche, Eiche, Erlen, Maulbeere, der gewöhnliche Lorbeer, Bergahorn, Buchsbaum und Oleander und auch der in den Mittelmeerländern allgemein angepflanzte Granatapfel. Von den Palmenresten im Pliocän Oberitaliens war bereits die Rede. Im ganzen ist die Pliocänflora als eine verarmende Miocänflora zu bezeichnen, die bei uns den kühlenden Hauch des von Norden vorrückenden Eises bereits erkennen läßt.

Auffällig ist, daß auch im jüngeren Tertiär, wo die Flora der heutigen so ähnlich war, verhältnismäßig wenig Moosreste gefunden wurden, die doch ähnlich wie heute stellenweise Massenvegetation gebildet haben müssen. Daß sie vorhanden waren, weiß man, denn schon im Bernstein treten sie, und zwar nicht nur die Lebermoose, sondern auch die Laubmoose, in gut erhaltener Form in die Erscheinung. Die geringe Zahl der erhaltenen Moose scheint mit der leichten Zersetzbarkeit des Stoffes der Zelluloseart in Verbindung zu stehen, aus der die Moosblätter bestehen.

Die Entwicklung der Pflanzenwelt, d. h. die Herausbildung der Pflanzenformen und des Pflanzenkleides der Jetztzeit, hat mit dem Ende der Tertiärperiode ihren Abschluß erreicht. Wir können nach allem, was wir wissen, annehmen, daß die damalige Pflanzenwelt der heutigen entsprach, wenn auch aus verschiedenen Gründen eine Verschiebung der Pflanzenverbreitung später stattgefunden hat. Es scheint zwar, daß verschiedene Pflanzengattungen oder -gruppen noch heute in ihrer Entwicklung fortschreiten, neue Variationen zu formen im Begriff sind; es sind das bei uns Gattungen wie die Brombeere (Rubus) und die Habichtskräuter (Hieracium), die vermöge ihrer großen Zahl nahe miteinander verwandten Arten den Schrecken der Systematiker bilden. In anderen Gegenden der Erde, wie in Ostasien, sind es andere Formen, die den Unterschied zwischen bei uns scharf getrennt erscheinenden Gattungen und Sippen auslöschen und größere Gruppen wie ein fluktuierendes Ganze erscheinen lassen. Diese Umstände können aber an dem Gesamturteil nichts ändern und weisen nur darauf hin, daß die Abänderung und Sortentwicklung für verschiedene Gruppen der Pflanzen zu verschiedenen

Zeiten verschieden rasch vor sich ging. Was wir heute noch an alten „Tertiärformen" in der Flora haben, erscheint meist gut abgegrenzt, wenig veränderlich, „stabilisiert"; die noch in starker Abänderung und Bastardierung begriffenen Gruppen sind offenbar jüngere Gruppen.

Werfen wir zum Schluß noch einen Blick auf die Flora der Eiszeit, der letzten von der Geologie unterschiedenen Stufe vor der Jetztzeit (Alluvium), so stoßen wir fast ausnahmslos auf gute Bekannte von heute. Die Tertiärformen bei uns starben nacheinander aus, jedoch haben sich einige von ihren Arten noch während eines Teiles der Eiszeit irgendwo erhalten und geben dies durch ihr Auftreten in den Zwischeneiszeiten (Interglazialzeiten) zu erkennen. Die Gesamtvereisung besteht ja in allen daraufhin studierten Gebieten aus mehreren (drei oder vier) Vorstößen des Eises, zwischen denen sehr lange Perioden des Eisrückzuges lagen, die das Wiedervordringen einer anspruchsvollen Flora ermöglichten, die der heute bei uns heimischen vollständig gleicht. Solche Tertiärreste sind bei uns die Samen einiger Seerosengewächse (Brasenia und Euryale), ein Cyperaceengras (Dulichium), ein Lebensbaum (Thuja) und andere. Die eigentliche Eiszeitflora, die an eisfreien Stellen während der nahen Eisbedeckung wuchs, war außerordentlich kümmerlich, ähnlich der in den nordischen Tundren. Die Polarweide (Salix polaris) und ähnliche Arten (S. herbacea), ferner die Zwergbirke (Betula nana), die Silberwurz (Dryas octopetala), nordische Moose, also eine arktisch-alpine Flora, bildete diese Pflanzengemeinschaft der Eiszeit. Beim Rückzug des Eises, sowohl in den Interglazialzeiten als auch nach der letzten Vereisung, stellte sich allmählich eine immer mehr Wärme liebende Flora ein. Auf die Tundrenflora folgte zunächst die Birken-Kiefernflora, dann die Eichenflora und zuletzt die Buchenflora. Man kann das Nacheinanderauftreten dieser Vegetationsformen sehr gut studieren, wenn man geeignete Ablagerungen der Interglazialzeiten von unten nach oben nach Pflanzenresten genügend durchsucht. Besonders gute Dienste hat hierbei neuerdings die „Pollenanalyse" geleistet bei der Untersuchung von Torfmooren, in denen Blätter und Hölzer der verschiedenen Bäume sich oft nicht oder nur mangelhaft erhalten, der sehr widerstandsfähige Blütenpollen dagegen sehr gut. Zeichnet man die Häufigkeit der Pollenfunde aus den verschiedenen Stufen einer solchen Torfablagerung in ein Diagramm ein, so erhält man ein Bild von der Entwicklung der Baumflora in dem Moorgebiet nacheinander.

Daß auch heute noch ständige Veränderungen in der Pflanzenwelt, insbesondere in ihrer Verbreitung stattfinden, ist bekannt. Manche Pflanzen neigen zum Aussterben in gewissen Gegenden, doch ist es bei der heutigen Kultivierung der Erde oft schwer zu sagen, ob das Aussterben der Pflanzen ein natürliches ist oder ob und inwieweit die gepriesene menschliche Kultur daran schuld ist. Andererseits haben die erleichterten Kommunikationen zwischen entfernteren Gebieten der Erde zahllose Pflanzen verschleppt, und einige von diesen haben anderswo einen günstigen Nährboden auf Kosten der ursprünglichen Flora gefunden und sind gewissermaßen selbst Bürger der einheimischen Pflanzenwelt geworden. Diese Fragen brauchen wir aber hier nicht weiter zu behandeln, da sie die Veränderungen des Pflanzenbildes der Jetztzeit betreffen und somit in das Kapitel der Pflanzengeographie gehören.

III. Schlußwort.

Überblicken wir das Bild der Aufeinanderfolge der Pflanzenwelt der großen Entwicklungsperioden, wie wir es eben in großen Zügen an uns haben vorüberziehen lassen, und setzen wir es in Beziehung zu den Fragen der Deszendenztheorie oder Abstammungslehre, so läßt sich zunächst eins nicht verkennen. Je höher wir in den geologischen Formationen emporsteigen, desto mannigfaltiger und der Jetztzeit angenäherter wird das Pflanzenbild. Je tiefer wir in die Erdgeschichte hinabsteigen, desto fremdartiger erscheint uns die Pflanzenwelt. Die älteste bekannte Pflanzenwelt zeigt nur Formen der einfachsten Pflanzen, der Algen, die noch im Silur eigentlich die einzigen erhaltenen Pflanzenformen sind. Im Devon folgen die einfachsten Pteridophyten in Gestalt der Psilophyten und ihrer Verwandten. Im Oberdevon beginnen baumförmige Pflanzen, Pflanzen mit echtem Blattlaub, wahrscheinlich auch die ersten Samenpflanzen, sich einzustellen. In der Steinkohlenformation sind Samenpflanzen schon ziemlich zahlreich, wenn sie auch noch an Zahl und Bedeutung hinter der reichentwickelten Pteridophytenwelt der Schuppenbäume, Siegelbäume, Calamiten usw. zurückstehen. Das Mesozoikum der Erde beherrscht dagegen die Gymnospermenwelt in ihren verschiedenen Gruppen, den Koniferen, Cycadeen, Bennettiteen, Ginkgobäumen usw. Eine große Anzahl der mesozoischen Gymnospermengruppen hat, wenn auch z. T. in kümmerlichen Residuen, bis heute durchgehalten, mußte sich aber seit der untersten Kreide mit einer Nebenrolle begnügen, wo die Angiospermen, und zwar die Dicotylen und Monocotylen ihren Siegeszug über die ganze Erde antraten und die ganze übrige Pflanzenwelt an allen zusagenden Standorten zur Nebenrolle verurteilten.

Wenn wir uns an die Reihenfolge im System der Pflanzenwelt erinnern, so erkennen wir, daß die Reihenfolge, in der die Pflanzengruppen auf der Erdoberfläche aufgetreten sind, in großen Zügen derjenigen entspricht, wie sie das botanische System aufführt. Der Entwicklungsgedanke ist in der Vorgeschichte der Pflanzenwelt so eindeutig ausgeprägt, wie nur möglich. So sehr dies für das große Bild, für die großen Züge gilt, so sehr fühlt man sich im Stich gelassen, wenn man nun auf Einzelheiten eingeht und die Vorgeschichte gewisser Gruppen näher kennenlernen möchte. Da genügt häufig die paläontologische Überlieferung nicht, und da macht sich die Unvollständigkeit in mehr als erwünschtem Maße bemerkbar. Dies kann nicht befremden, wenn man bedenkt, daß die uns erhaltenen tierischen sowohl wie pflanzlichen Fossilien ja nur einen geringen Bruchteil der damaligen Lebewelt überhaupt darstellen. Wie wir bereits früher hervorgehoben hatten, fällt erschwerend weiter in die Wagschale, daß die überlieferten fossilen Floren fast ausnahmslos Flachlandfloren sind, und zwar meist solche aus Gebieten mit Kohlenbildung oder Neigung zur Kohlenbildung, also meist aus Gebieten mit feuchtem Klima. Von der Pflanzenwelt der früheren Trockengebiete und der Gebirgsflora ist anscheinend fast nichts erhalten worden, und doch müssen gerade diese Gebiete eine Fülle von interessanten Formen enthalten haben.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen in diesem Schlußwort noch diejenigen genauer bekannt gewordenen Gruppen der fossilen Pflanzen, die man als ausgestorbene vermittelnde Gruppen zwischen verschiedenen heute stärker isolierten Pflanzengruppen ansprechen zu können glaubte. Das sind zunächst die devonischen Psilophyten, die wir als sehr primitive Pteridophyten, farnartige Gewächse, beurteilt haben. Der englische Forscher Arber hat sie dagegen geradezu als Algen bezeichnet oder in ihnen eine Übergangsgruppe zwischen diesen und den Pteridophyten sehen wollen. Mag das Äußere dieser Pflanzen recht „algenartig" sein, z. T. auch moosartig, mögen bei ihnen auch „Sporophylle", d. h. Blätter mit Sporen erzeugenden Organen, wie sie bei den Farnen, Lycopodien usw. bekannt sind, fehlen, so müssen wir sie doch höher bewerten, da die Entwicklungshöhe ihrer Stengelstruktur, die Art ihrer Sporangien sie als bedeutend höher organisiert als die Algen und selbst die Moose erkennen lassen. Als eine Mittelgruppe etwa zwischen Algen und Pteridophyten können sie nicht gelten, mögen auch einzelne ihrer Charaktere mehr algenhaft, andere mehr pteridophytenhaft sein.

Ähnlich liegt die Sache bei den Pteridospermen, die man im ersten Enthusiasmus als eine Pflanzengruppe begrüßt hatte, die zwischen Farnen und Nacktsamern vermittelt, wir hatten über ihre wahre Natur bereits früher uns näher ausgesprochen. Mögen auch ihre Blätter farnähnlicher aussehen als die uns bekannten beiden, ursprünglich als Farne angesehenen Cycadeen (Stangeria und Bovenia), mögen auch ihre anatomischen Verhältnisse gymnosperme und farnartige Charaktere vereinigen: solange wir uns an das natürliche Pflanzensystem halten, bleiben sie Gymnospermen, Samenpflanzen, denn sie haben Samen getragen.

Ähnlich geht es uns mit den Bennettiteen, jenen ausgestorbenen eigenartigen Cycadophyten des Mesozoikums, deren Blüten zwar einige Angiospermeneigenschaften besessen haben und die deswegen einige Forscher sofort zur Ableitung der Angiospermen von dieser Gewächsgruppe veranlaßten. Die Blütenverhältnisse bleiben aber trotzdem sehr eigenartig und gymnosperm, und nimmt man die vegetativen Charaktere dazu, so kommt noch mehr das Bild einer, wenn auch sehr hochentwickelten und außerordentlich eigentümlichen Gymnospermengruppe heraus. Scott konnte daher von diesen „Mittelgruppen" mit Recht sagen, daß sie mehr Rätsel aufgeben, als sie lösen. Wahr bleibt aber, daß der paläontologische Befund der Pflanzenwelt die großen Züge des botanischen Systems, die Entwicklung vom Einfachsten zum Kompliziertesten, im Sinne des Systems bestätigt.

* * *

Dritter Teil

Die Entwicklung der Tierwelt

Von Hon.-Prof. Dr. E. Frhr. Stromer von Reichenbach

Gliederung des dritten Teiles

Seite

I. Einleitung 247

II. Die Entwicklung der Tierstämme 250

A. Einzeller (Protozoa) 250
B. Schwämme (Spongiae) 251
C. Nesseltiere (Cnidaria) 251
D. † Graptolithi, † Conulariae usw. 254
E. Würmer (Vermes), Eichelwürmer (Enteropneusta) und Manteltiere (Tunicata) 255
F. Molluscoidea 255
G. Stachelhäuter (Echinodermata) 259
H. Weichtiere (Mollusca) 266
I. Gliederfüßer (Arthropoda) 277
K. Wirbeltiere (Vertebrata) 286

III. Schlußwort 317

I. Einleitung.

Bei einer Darstellung der Entwicklung der Tierstämme auf paläontologischer Grundlage muß leider zunächst das Negative hervorgehoben werden.

Da es der Paläontologe nur mit den mehr oder minder unvollständigen Resten von Leichen zu tun hat, kann er natürlich weder den Vorgang der Entwicklung beobachten, noch Experimente anstellen; er muß auch auf die Funktion der Organe und auf die Lebensweise der Tiere fast nur aus deren Form nach Analogie mit heute noch lebenden verwandten oder auch nur ähnlichen Tieren neben der Berücksichtigung der Art des Vorkommens der fossilen Reste schließen.

Da ihm ferner in der Regel nur die an anorganischen Bestandteilen (meist kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk oder Kieselsäure) reichen Skeletteile in genügend gutem Zustande überliefert sind, kann er den Bau der übrigen Skeletteile und der Weichteile auch fast nur auf Grund von Analogien mit rezenten Formen erschließen.*) Die frühen ontogenetischen Stadien beinahe aller Tiere und zahlreiche, z. T. sehr wichtige Tiergruppen müssen ihm so gut wie völlig unbekannt bleiben, weil sie keine fossil erhaltungsfähigen Reste hinterlassen.

Zu diesen gewaltigen Wissenslücken kommen noch die durch den anfänglichen Stand der Durchforschung fossilführender Schichten, besonders der Tropen, Zentral- und Ostasiens, Australiens und der Polarländer, bedingten. Der Zufall der Erhaltung und vor allem des Findens gut erhaltener Fossilien spielt noch eine allzu große Rolle, auch in den am besten durchforschten Gebieten: allzu viele fossile Tierarten und Gattungen sind auf so ungenügende Reste gegründet, daß sich stammesgeschichtlich nichts oder nur sehr wenig damit anfangen läßt.

Deshalb kann der Paläontologe seine Stammesgeschichte fast nur auf die Morphologie und Anatomie der an anorganischen Salzen reichen Skeletteile gründen und die unmittelbar mit solchen zusammenhängenden sonstigen Skeletteile und Weichteile berücksichtigen, z. B. Verlauf und Stärke von Muskeln erschlossen aus ihren Ansatzstellen, Größe und äußere Form von Wirbeltiergehirnen erschlossen aus der von Gehirnhöhlen, und vermag er Ontogenie, Physiologie und Biologie (Ökologie) nur nebenbei zu behandeln.

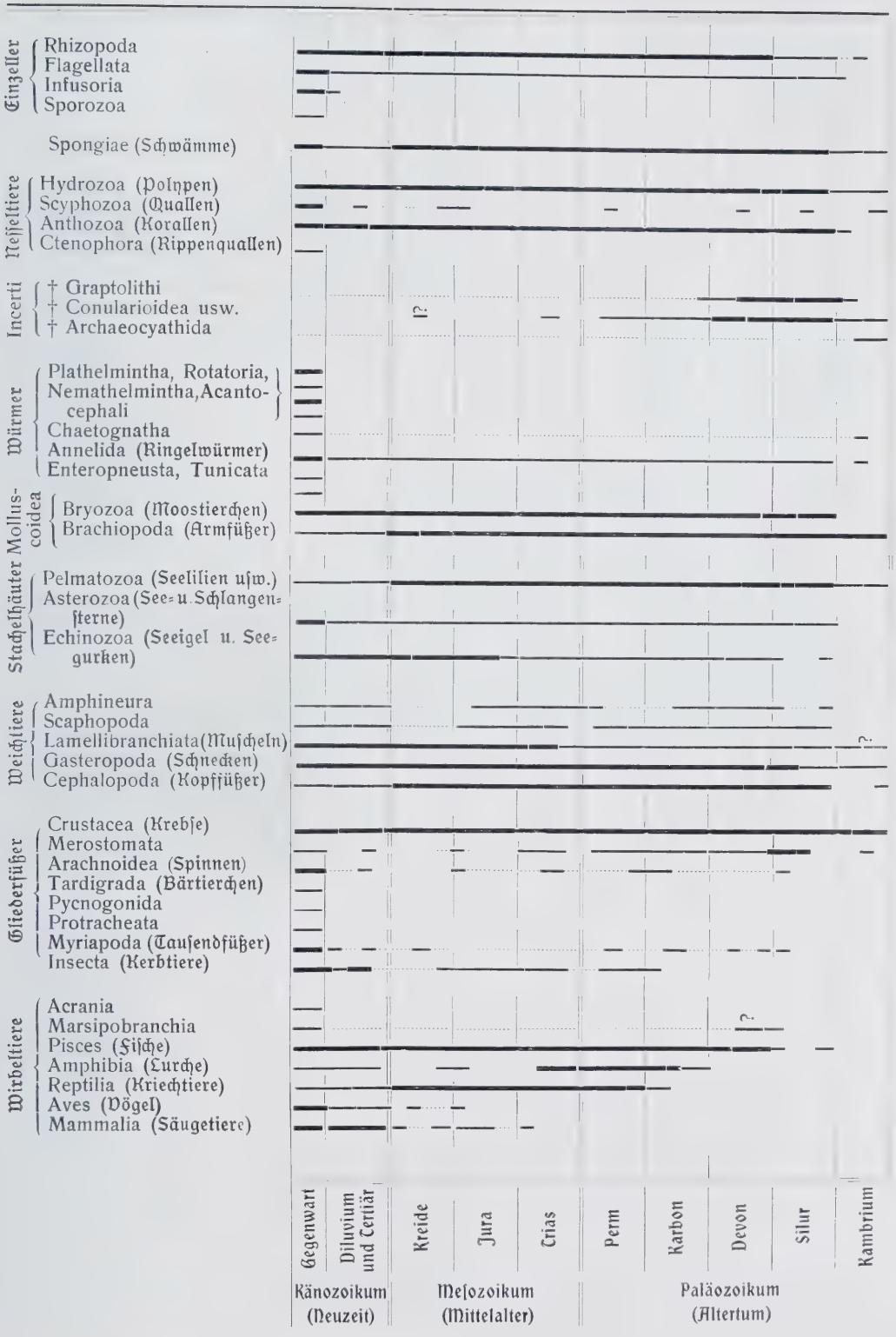
---

*) Im folgenden sind Tierarten, -Gattungen oder -Gruppen, die nur fossil bekannt sind, für welche also obige Einschränkungen unseres Wissens voll gelten, mit einem vorgesetzten † bezeichnet.

Die Korrelation der Teile der meisten Tiere ist jedoch derartig, daß in sehr vielen Fällen selbst aus Bruchstücken ziemlich sichere Schlüsse auf das Ganze gezogen werden können. Untersuchungen über die Systematik und vergleichende Anatomie und über die stratigraphische wie geographische Verbreitung der fossilen Tiere sind doch schon soweit gefördert, daß trotz all der erwähnten Einschränkungen über die Stammesgeschichte wenigstens gewisser Tiergruppen mehr mit einiger Sicherheit oder doch Wahrscheinlichkeit bekannt ist, als man bei dem derzeitigen Stande des Wissens annehmen sollte. Die Feststellung nämlich des gesetzmäßigen Auftretens der Tierformen in der Zeit und auch im Raume, die Möglichkeit, in günstigen Fällen die Reste unmittelbarer Ahnen in solch gesetzmäßiger, zeitlicher Reihenfolge und räumlicher Verbreitung nachzuweisen, und der Überblick über die Entwicklungsstadien einer Reihe von vielen Jahrmillionen, die seit dem Unterkambrium verflossen sind, geben dem Paläontologen eben doch einen großen Vorzug vor den Biologen in der Erschließung der Stammesgeschichte.

Da infolge der obenerwähnten Einschränkungen nur positive Funde völlig einwandfrei beweisend sein können und der Stand des Wissens noch ein sehr anfänglicher ist, darf natürlich nicht erwartet werden, daß man schon einen eindeutigen Einblick in die Stammesgeschichte selbst gut erhaltungsfähiger Tiere besitzt. Meistens ist aber ein großer Fortschritt dadurch erzielt, daß die Fragen mehr oder minder stark präzisiert werden können, indem die Anzahl der Lösungsmöglichkeiten sich durch sichere oder doch wahrscheinliche Ausschließung gewisser Lösungen erheblich verringern läßt. Bei besserbekannten Tiergruppen ist aber auch schon erreicht, daß sich eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung wenigstens wichtiger Organe oder Organsysteme, soweit sie gut erhaltungsfähig sind, mehr oder minder klar erkennen läßt. Wenn auch hier von ununterbrochenen, längeren Stammreihen noch keine Rede ist, was bei dem erwähnten Stande der Kenntnisse als ziemlich selbstverständlich erscheint, sind doch vielfach auch schon morphologisch und zeitlich vermittelnde Formengruppen zwischen verschiedenen Tiergruppen nachgewiesen.

Die beifolgende Tabelle mag zeigen, wie die verschiedenen Stämme und Klassen der Tierwelt sich durch die Ären und Perioden der Vergangenheit zurückverfolgen lassen. Da die Ären und Perioden sicher sehr verschieden lang sind und die älteren erheblich länger als die jüngeren, ohne daß ein exaktes Maß ihrer Dauer zu finden wäre, ist in der Tabelle ihre verschiedene Länge nur z. T. ganz schematisch angedeutet. Ebenso ist der Formenreichtum der einzelnen Tierklassen und ihre Rolle innerhalb der jeweiligen Gesamtfauna eine äußerst verschiedene; deshalb sind umfangreiche und wichtige Klassen durch dicke Striche ausgezeichnet. So wird wenigstens einigermaßen augenscheinlich, wie lückenhaft und ungleich unser Wissen über die Vorgeschichte der heutigen Tierwelt noch ist, und ersichtlich, wo wir schon verhältnismäßig gute Kenntnisse besitzen. Natürlich kommt hier die obenerwähnte räumliche Beschränkung unseres derzeitigen Wissens nicht zum Ausdruck und auch nicht, daß wir aus den prädevonischen Formationen noch keine und aus dem größten Teile der Jura- und Kreideperiode fast noch keine fossilreichen Süßwasser- und Landablagerungen kennen und umgekehrt aus der oberen Perm- und unteren Triasperiode sowie aus der obersten Kreide- und untersten Tertiärperiode noch zu wenige, fossilreiche Meeresablagerungen. Ebenso ist der oben betonte Umstand,


Einzeller
Rhizopoda
Flagellata
Infusoria
Sporozoa
Spongiae (Schwämme)
Nesseltiere
Hydrozoa (Polypen)
Scyphozoa (Quallen)
Anthozoa (Korallen)
Ctenophora (Rippenquallen)
Incerti
† Graptolithi
† Conularioidea usw.
† Archaeocyathida
Würmer
Plathelmintha, Rotatoria,
Nemathelmintha, Acantocephali
Chaetognatha
Annelida (Ringelwürmer)
Enteropneusta, Tunicata
Molluscoidea
Bryozoa (Moostierchen)
Brachiopoda (Armfüßer)
Stachelhäuter
Pelmatozoa (Seelilien usw.)
Asterozoa (See- u. Schlangensterne)
Echinozoa (Seeigel u. Seegurken)
Weichtiere
Amphineura
Scaphopoda
Lamellibranchiata (Muscheln)
Gasteropoda (Schnecken)
Cephalopoda (Kopffüßer)
Gliederfüßer
Crustacea (Krebse)
Merostomata
Arachnoidea (Spinnen)
Tardigrada (Bärtierchen)
Pycnogonida
Protracheata
Myriapoda (Tausendfüßer)
Insecta (Kerbtiere)
Wirbeltiere
Acrania
Marsipobranchia
Pisces (Fische)
Amphibia (Lurche)
Reptilia (Kriechtiere)
Aves (Vögel)
Mammalia (Säugetiere)
?
Gegenwart
Diluvium und Tertiär
Kreide
Jura
Trias
Perm
Karbon
Devon
Silur
Kambrium
Känozoikum (Neuzeit)
Mesozoikum (Mittelalter)
Paläozoikum (Altertum)

daß nur gewisse Teile der Tiere unter normalen Verhältnissen fossil erhalten sind, selbstverständlich in der Tabelle insofern nicht genügend zum Ausdruck zu bringen, als diese Teile je nach der Tiergruppe äußerst verschiedenen systematischen Wert besitzen.

II. Die Entwicklung der Tierstämme.

A. Einzeller (Protozoa).

Es kommen zwar fossil die marinen Foraminifera, ferner sehr viele Radiolaria und die Coccolithophoridae unter den Flagellata als nicht selten und sehr alt (vom Kambrium und Silur an) in Betracht, von einer Stammesgeschichte auch in diesen Gruppen kann man aber noch nicht sprechen. Denn selbst bei den fossil am besten bekannten Foraminifera ist noch nicht einmal geklärt, ob für die systematische Verwandtschaft die äußere Form ihrer Gehäuse das Ausschlaggebende ist oder deren feine Struktur und chemische Zusammensetzung. Immerhin ist beachtenswert, daß die mit dichtem Kalkgehäuse versehenen Formen (Imperforata) erst vom Karbon ab bekannt und nicht vor dem Mesozoikum häufig und formenreich sind, also erheblich jünger als die porösen (Perforata). Unerklärt ist, warum diese im älteren und mittleren Paläozoikum äußerst selten und formenarm erscheinen und sich plötzlich vom Karbon an sehr reich entfalteten und im Oberkarbon und Unterperm sowie im Eocän eine erstaunlich große Rolle in weiten Meeresräumen spielten.

Abb. 122. Nummulites cfr. † lucasanus Defr. (Perforata), Mitteleocän, Kressenberg, Oberbayern. Stark vergr. Rekonstruktion der Schale, median quer und halb flach durchgeschnitten, links Außenschale abgesprengt. Im Rückenstrang und in den Scheidewänden der gekammerten Spiralen Kanalsystem. Am abgesprengten Teile treten die dichten Pfeiler knopfförmig, am Querschnitte hell hervor.*)

Gesetzmäßigkeiten, die wir noch in vielen Tiergruppen finden werden, sind aber doch schon festgestellt, nämlich daß die kompliziertest gebauten Formen (Nummulites, Abb. 122), erst sehr spät auftreten (im Eocän), und daß Riesenformen, ebensolche bis fast 11 cm große Nummuliten, die größten und kompliziertesten aller Einzeller, zur Zeit des Höhepunktes der Gruppe (oder nach ihr) erscheinen.

Bei den mit einem kieseligen Gerüste versehenen Radiolaria erscheint eine Höherentwicklung wenigstens angedeutet. Wenn man nämlich von einem sehr fraglichen

*) Anmerkung: Die allermeisten Abbildungen dieses dritten Teiles sind dem im Verlage von B. G. Teubner in Leipzig erschienenen Lehrbuche der Paläozoologie des Verfassers entnommen. Wo das nicht der Fall ist, wird die Quelle (der Autor mit Jahreszahl) stets eigens angegeben.

Funde im Algonkium absieht, sind die Spumellaria im Paläozoikum viel reicher entwickelt als die Nassellaria, welche später immer mehr vorherrschen und in der Ausbildung einer Hauptachse ihrer Kapselmembran und ihres Gerüstes höherstehen wie jene, die allseitige Symmetrie zeigen.

B. Schwämme (Spongiae).

Auch hier kann von einer Stammesgeschichte keine Rede sein, selbst in Gruppen mit festem Gerüst aus Kalk- oder Kieselnadeln, die allein fossil häufig sind. Sicher ist nur, daß besonders die Unterklasse der mannigfaltigen Kieselschwämme sehr alt ist, da selbst Ordnungen von ihr schon im Kambrium oder doch im Paläozoikum getrennt sind.

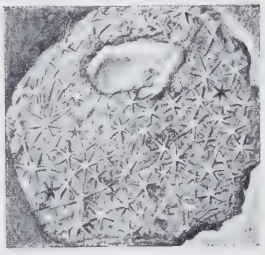


Abb. 124.
† Eiffelia globosa Walcott (1920) (? Triaxonia) Mittelkambrium (Mt. Stephen), Britisch-Kolumbia. Kugeliges Individuum, platt gedrückt, oben Oskulum, 3 : 1.

Von den Kalkschwämmen, welche stets Bewohner seichter Meeresteile waren, hatten die dickwandigen offenbar im Mesozoikum ihre reichste Entfaltung, und erst damals spielten komplizierte, z. B. ästige Stöcke (Abb. 123), eine Rolle. Von den Kieselschwämmen hatten gewisse Vierachser (Tetraxonia) mit festem Gerüste (Lithistida) und Dreiachser (Triaxonia) mit regelmäßig verkitteten Sechsstrahlernadeln ihre reichste Entfaltung ebenfalls im Mesozoikum. Bei letzteren läßt sich auch eine gewisse Entwicklung daraus erschließen, daß im Paläozoikum fast nur dünnwandige Formen mit einfachem Kanalsystem und fast nie verlöteten Nadeln vorkamen (Abb. 124), später erst die anderen und die größten heute. Die paläozoischen Drei- und Vierachser lebten übrigens, wie jetzt die meisten Einachser, offenbar vielfach in recht seichten Meeresteilen, die mesozoischen aber fast nur in reinem Meerwasser in mäßiger Tiefe, während die jetzigen beinahe ganz auf die Tiefsee beschränkt sind.

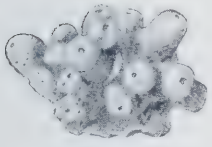


Abb. 123.
† Peronidella pistilliformis Lamoureux (Heterocoela), mittl. Jura, Bath, England.

C. Nesseltiere (Cnidaria).

Von der Klasse der Polypen (Hydrozoa) lassen sich nur verkalkte Skelettteile weniger Angehöriger fossil vom Untersilur an nachweisen, und auch sie geben meistens nicht genügenden Aufschluß über die Organisation der Tiere. Deshalb kann man darauf keine Stammesgeschichte begründen. Daß es mit derjenigen der Quallen (Scyphozoa) nicht besser stehen kann, ist bei deren sehr geringen Erhaltungsfähigkeiten selbstverständlich. Es erscheint vielmehr erstaunlich, daß man sogar ihr Vorkommen schon im Kambrium feststellen konnte.

Bei der Klasse der Korallen (Anthozoa) ist es mit der Kenntnis fossiler Angehöriger der Octocorallia, die im Paläozoikum höchst fraglich sind († Tabulata, † Heliolithida), auch nicht viel besser bestellt, wohl aber liefern die formenreichen

Steinkorallen (Madreporaria) genügend häufige und bezeichnende Reste, um wenigstens Grundzüge ihrer Stammesgeschichte jetzt schon entwerfen zu lassen. Hiervon sind die ältesten der im Untersilur nachgewiesenen † Tetracoralla wenigstens überwiegend Einzelkorallen mit wohlausgebildeter Kelchwand und Kalksepten. Die Septen entstehen bei ihnen wie bei allen paläozoischen Steinkorallen nach dem in Abb. 125A und B angegebenen Schema. Es ist also eine zweiseitige Symmetrie deutlich ausgeprägt und eine sog. Dorsal- und Ventralseite unterscheidbar (Abb. 126), was damit erklärt wird, daß der primär konische Kelch sich nicht mit der Spitze anheftete, sondern mit einer Seite (Ventralseite) und sich dann beim Wachstum erst allmählich aufrichtete, womit in Einklang steht, daß solche Einzelkelche von † Tetracoralla sehr häufig hornförmig gekrümmt sind und das sogenannte Hauptseptum allermeist an der ventralen Konvexseite haben (Abb. 126).

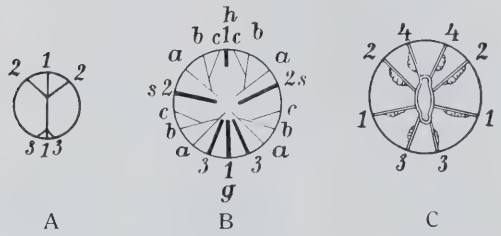


Abb. 125. Schema der Anlage der ersten Kalksepten eines † Tetrakoralliers. A die ersten 6 Primärsepten paarweise nacheinander entstanden; B die ersten Sekundärsepten in der Reihenfolge a, b, c in vier Zwischenfächern neben den Seitensepten s entstanden, g Gegenseptum, h Hauptseptum; C die acht ersten Fleischsepten eines rezenten Hexakoralliers paarweise nacheinander entstanden (Edwardsiastadium).

Bei sehr vielen, besonders bei geologisch jüngeren † Tetracoralla, ordnen sich zwar die Septen früh in der Ontogenie radiär, wobei fast stets längere mit kürzeren Septen alternieren, was durch sekundäre Wachstumserscheinungen zustande kommt, aber die kurz beschriebene, zweiseitig symmetrische erste Anlage und die Fiederstellung der späteren Septen zu drei der Primärsepten (Abb. 126) läßt sich doch noch nachweisen. Von den primitiven untersiluriſchen Formen scheinen sich aber andererseits durch Zurücktreten der Septen und überwiegende Entfaltung blasigen Gewebes andere, vom Obersilur an nicht seltene Tetracoralla ableiten zu lassen, darunter selbst die seltsamen, mit Kalkdeckel versehenen Formen (Abb. 148, S. 267), wie die fast nur devonische † Calceola.

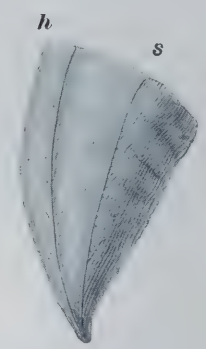


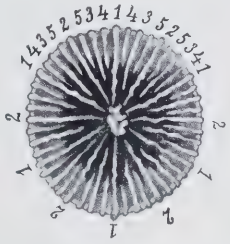
Abb. 126. † Streptelasma europaeum F. Römer († Tetracoralla), Untersilur, Estland. Einzelkelch seitlich von der äußeren Runzelschicht entblößt, 2 : 3; h Hauptseptum, s Seitenseptum mit zwei-, bzw. einseitig fiederstelligen Sekundärsepten.

Schon vom Untersilur an treten aber auch massive, seltener ästige Korallenstöcke auf, so daß jedenfalls eine uns noch unbekannte, vorsilurische Entwicklung der Steinkorallen anzunehmen ist. Bei diesen Stöcken kann man zwar alle Stadien der Rückbildung der Wände der Einzelindividuen verfolgen, stets aber sind diese noch als solche deutlich geschieden, und nur selten kommt es im jüngeren Paläozoikum zu stärkerer Ausbildung von kalkigen Gebilden, die von gemeinsamen Weichteilen zwischen den Einzelindividuen ausgeschieden wurden.

Der Zusammenhang dieser † Tetracoralla, welche bis auf wenige Formen des Muschelkalkes auf das Paläozoikum beschränkt sind, mit den von der Trias an alleinherrschenden

und in ihr schon formenreichen Hexacoralla, ist leider noch ungeklärt, wesentlich wohl deshalb, weil oberpermische und vor allem untertriassische Steinkorallen noch kaum bekannt sind. Die zweiseitige Symmetrie ist hier außer im freien Larvenstadium und in der Anlage der ersten acht Fleischsepten, noch in der Mundspalte (Abb. 125 C), manchmal auch in dem Auftreten eines besonders großen Kalksepts in der Symmetrieebene (Abb. 128) deutlich, aber die Kalksepten werden hier erst angelegt, nachdem die Fleischsepten sich sechszählig radiär angeordnet haben, und zwar ebenfalls sechszählig radiär in mehr oder weniger regelmäßigen Zyklen, nacheinander sich in der Größe abstufend (Abb. 127), also nie fiederförmig zu bestimmten Primärsepten. Immerhin weist auf zweiseitig symmetrische Tetracoralla als Vorfahren außer den obenerwähnten ontogenetischen Stadien der Nachweis hin, daß gerade im Mesozoikum Hexacoralla mit wohlentwickelter Wand, zahl-

A



B

Abb. 127.
Parasmilia australis Milne Edwards et Haime (Hexacoralla aporosa), oberste Kreide, England. A junger Kelch seitlich, B Kelch von oben, etwas schemat. und vergr; 1, 2—5 Kalksepten erster, zweiter bis fünfter Ordnung in sechszähligen Zyklen nacheinander angelegt.

Abb. 128.
Pseudothecosmilia Etalloni Koby (Hexacoralla aporosa), oberster Jura (Stramberg), Mähren. Querschnitt durch zwei Kelche, 2 : 1 (aus Ogilvie, 1896).

reichen Querblättchen und Septen ohne Poren häufiger sind als später und daß darunter Formen nicht selten sind (Amphiastraeidae), bei welchen nicht nur ein vergrößertes Septum in der sagittalen Symmetrieebene liegt, sondern auch die andern Septen in der Größe alternieren (Abb. 128).

Wenn es auch im Einzelnen noch nicht nachweisbar ist, könnten sich von solchen Formen die mannigfaltigen anderen Hexacoralla wohl ableiten lassen, bei welchen es zu völlig radiärer Anordnung der Septen und zu häufiger Rückbildung einer echten Kelchwand kommt. Dieser radiäre Bau wird damit erklärt, daß sich die Larve mit dem aboralen Ende festsetzt und daß sich dann die Septen nach allen Seiten hin gleichmäßig ausbilden können.

Außer einer Differenzierung in viel mannigfaltigere Formen, unter welchen z. B. so eigenartige wie die seitlich zusammengedrückten Kelche bemerkenswerterweise erst vom mittleren Mesozoikum an erscheinen, und in vielgestaltigere Stöcke kann man auch eine Höherentwicklung im Laufe der Zeiten in verschiedenen Umständen erblicken. Vor allem tritt in den Stöcken ein die Individuen verbindendes Gewebe (Zönosark und davon abgeschiedenes Zönenchym) sehr viel öfter und stärker in Erscheinung als in den älteren Zeiten und, vom mittleren Mesozoikum bis zur Gegenwart häufiger werdend, sind die Individuen darin bald winzig, bald kaum mehr getrennt (Maeandrinae), was beides eine Konzentrierung bedeutet. Anderer-

seits kennt man die größten Einzelindividuen von Steinkorallen erst aus jüngeren Zeiten, die allergrößten (Fungia mit 30 cm Durchmesser) sogar aus der Gegenwart. Schließlich liegt eine besonders wichtige Höherentwicklung darin, daß erst vom Mesozoikum an Steinkorallen mit einer innigen Verbindung von Skelett und Weichteilen (Perforata) eine immer steigende Rolle spielen, was besonders für riffbauende, also im stärkst bewegten Wasser lebende Formen wichtig erscheint. Von besonderem Interesse ist schließlich, daß riffbildende Korallen während des Paläozoikums bis in den hohen Norden verbreitet waren, während des Mesozoikums noch in mittel- und während des Alttertiärs noch in südeuropäischen Meeresteilen, daß aber heute die nördlichsten größeren Korallenriffe in den Bermudasinseln (32° n. Br.) vorkommen. Es weist dies auf eine allmähliche Veränderung des Klimas hin, da Massenentwicklung kalkabsondernder Organismen nur in warmem Meerwasser stattfinden kann.

Abb. 130. † Dictyonema cavernosum Wiman († Dendroidea), Untersilur, Gotland. Unterende eines Stockes 10:1, h Haftscheibe mit Ausläufern, z große, g kleine Zellmündung.

Was endlich die Klasse der Rippenquallen (Ctenophora) anlangt, so ist sie fossil überhaupt unbekannt.

D. † Graptolithi, † Conulariae usw.

Die hier zusammenbehandelten, verschiedenen marinen Tiergruppen haben nur das gemeinsam, daß sie fast ganz auf das Paläozoikum beschränkt erscheinen und im wesentlichen konische Gehäuse besitzen und daß ihre systematische Zugehörigkeit völlig unsicher ist.

Die im Oberkambrium auftauchenden, stets stockbildenden † Graptolithen werden vom Obersilur bis zum Unterkarbon immer weniger formenreich und seltener, starben also ganz allmählich aus. Bemerkenswert ist, daß die zuletzt herrschende Gruppe ausschließlich planktonisch gelebt zu haben scheint (Abb. 129), während die älteren Formen meistens festgeheftet waren (Abb. 130). Eine Entwicklung läßt sich außerdem, abgesehen von Einzelheiten, insofern erkennen, als zuerst reich und unregelmäßig verästelte Stöcke weitaus vorherrschten, dann regelmäßiger und weniger und zuletzt gar nicht mehr verästelte. Komplikationen an den Zellmündungen traten auch erst bei den geologisch jüngeren Formen hervor, ebenso ein besonderer Achsenstab erst bei den meisten vom Mittelsilur an. Im Gegensatze dazu herrschten aber zuerst

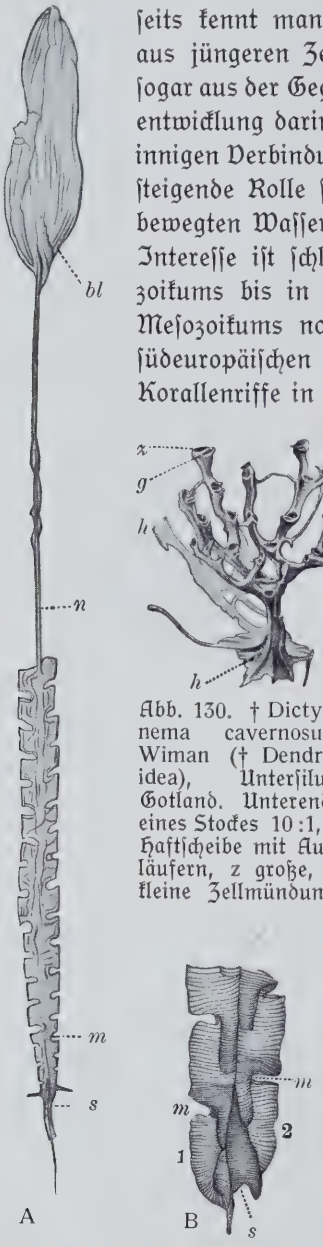


Abb. 129. † Climacograptus parvus Hall († Axonophora), Untersilur, New York. A vollständiger, plattgedrückter Stock, 3,5 : 1, s Primärzelle mit Achsenstab, m Zellmündung, n Haftfaden, bl Schwimmblase, B † Climacograptus kuckersianus Holm, Untersilur, Estland. Unterende 32 : 1, s Mündung der Primärzelle, 1 erste, 2 zweite Zelle, m deren Mündungen.

Stöcke mit dreierlei Zellen (Abb. 130), dann erst solche mit gleichartigen (Abb. 129).

Die † Konularien haben mit den Graptolithen gemeinsam, daß ihre viel stattlicheren Gehäuse wenigstens in der Jugend angeheftet sind und auch aus einer chitinösen Substanz bestehen, und daß sie im Altpaläozoikum häufig waren und dann allmählich seltener wurden, bis sie in der Trias ausstarben, aber ihre jüngsten Vertreter unterscheiden sich kaum von den ältesten, so daß man hier eine sehr beharrliche Gruppe, fast ohne Entwicklung, vor sich hat. Bei den wesentlich altpaläozoischen Formen mit gestreckt konischen Gehäusen aus kohlensaurem Kalk, den † Archaeocyathidae, † Hyolithidae und † Tentaculitidae, ist trotz ihrer Häufigkeit in manchen Schichten von einer Stammesgeschichte noch keine Rede.

E. Würmer (Vermes), Eichelwürmer (Enteropneusta) und Manteltiere (Tunicata).

Bei der äußerst geringen Möglichkeit, daß sich zoologisch brauchbare Reste von Würmern fossil erhalten, ist selbstverständlich eine Stammesgeschichte dieses großen Stammes auf paläontologischer Grundlage völlig ausgeschlossen. Gesichert ist nur das sehr hohe Alter borstentragender Ringelwürmer (Chaetopoda Annelida), da sie schon im marinen Mittelkambrium nachgewiesen sind.

Es ist natürlich höchst bedauerlich, daß gerade über die Würmer, die nicht nur selbst in stammesgeschichtlicher Beziehung äußerst wichtige Probleme bieten, sondern auch eine geradezu zentrale Stellung für die Ableitung aller folgenden Stämme einzunehmen scheinen, fossil so sehr wenig Gesichertes bekannt ist. Es ist dabei ein zweifelhafter Trost, daß fast alle Tierstämme sich in typischen Vertretern so weit in die Vergangenheit, nämlich bis in das Kambrium oder doch Untersilur, zurückverfolgen lassen, daß ihre Entwicklung aus wurmartigen Vorfahren in die präkambrische Zeit fallen muß, aus der uns doch kaum irgendwelche, zoologisch brauchbare Fossilreste überliefert sind.

Über die kleinen, jedoch so interessanten Stämme der Eichelwürmer und Manteltiere gibt uns die Paläontologie überhaupt keinen Aufschluß, also auch keinen bezüglich der vermuteten Verwandtschaft beider mit den Wirbeltieren und der ersteren auch mit den Stachelhäutern.

F. Molluscoidea.

Die beiden Unterstämme der Molluscoidea erscheinen schon in den ältesten Zeiten so scharf getrennt wie heute. Von den drei Klassen des einen der Moostierchen (Bryozoa) ist aber leider nur die eine der zwei Ordnungen der allein formenreichen Ectoprocta, die Ordnung der Gymnolaemata, in verkalkten Tierstöckchen fossil erhalten. Die Paläontologie kann demnach auch hier nur in sehr beschränktem Maße die Stammesgeschichte erhellen helfen.

Selbst bei den sehr formenreichen und häufigen Gymnolaemata ist deren Stammesgeschichte im großen vor allem deshalb nicht aufzuklären, weil schon im Untersilur die ältesten in einer so großen Mannigfaltigkeit auftreten, daß man sie

vier Unterordnungen zuteilt, und weil die Gehäuse nur bei einem Teil genügend erhaltungsfähig und bei sehr vielen fossilen bisher nur äußerlich untersucht sind.

Im ganzen läßt sich doch eine Höherentwicklung feststellen, wenn schon im Untersilur Dimorphismus der Gehäuse (Zoözien) und manche andere Differenzierungen eine Rolle spielten. Denn zuerst herrschten Formen mit röhrenförmigen Gehäusen, die endständige, einfache Mündungen haben, weitaus vor, später erst solche mit kurzen Gehäusen und noch erheblich später mit seitlichen Mündungen, und vor allem traten besondere Brutkapseln vor der Jurazeit selten auf, danach wurden sie zur Regel, die merkwürdigen Anhänge (Avikularien und Vibrakula, Abb. 131) gar finden sich erst vom Jura an und gerade die mit all diesen Komplikationen ausgestatteten Cheilostomata überflügelten erst von der mittleren Kreide an alle übrigen Gruppen an Formenmenge und Bedeutung in der marinen Tierwelt.

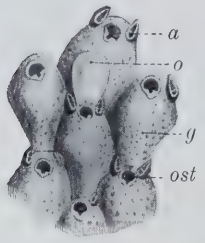


Abb. 131. Schizoporella † globulifera Neviani (Cheilostomata), Jungtertiär bei Rom. Kleine Stockpartie von vorn, 25 : 1, g Gehäuse, ost dessen Mündung, a Ansatzstelle eines Vibrakulums, o Brutkapsel.

Ungewöhnlich günstig steht es mit der Fossilerhaltung der sämtlichen Angehörigen des zweiten Unterstammes, Armfüßer (Brachiopoda), es fehlt aber noch bei sehr vielen fossilen Formen an der schwierigen Untersuchung des besonders wichtigen Innern der Schalen und der Ontogenie. Trotzdem lassen sich schon gewisse Grundzüge der Stammesgeschichte im großen erkennen.

Es finden sich nämlich zwar schon im Unterkambrium verschiedene Typen und schon im älteren Paläozoikum sehr mannigfaltige Formen, so daß die Herausbildung und erste Differenzierung der Brachiopoda vorkambrisch sein muß; von größter stammesgeschichtlicher Bedeutung ist aber offenbar, daß im Kambrium die hornigkalkigen, schloß- und armgerüstlosen Ecardines weitaus vorherrschen, deren wenige noch lebende Angehörige auch nach dem Bau mancher Weichteile, vor allem im Besitz eines Afters, als primitiv angesehen werden müssen. Darunter dürften Obolacea, zu welchen die schon im Silur nachgewiesene und heute noch im Sande des marinen Seichtwassers lebende, also ungewöhnlich konstante Lingula neben zahlreichen auf das Altpaläozoikum beschränkten, also geologisch kurzlebigen Gattungen gehört, den Ausgangspunkt bilden. Denn bei ihnen bleibt die Schalenform manchmal fast ganz die von halbkreisförmigen und nur etwas gewölbten Embryonalschalen, und tritt wie bei Jugendstadien der anderen Brachiopoden der Stiel zwischenden zwei Klappen heraus (Abb. 132).

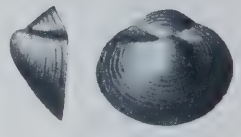


Abb. 132. † Mictomitra bella Billings (Ecardines, † Obolacea), Unterkambrium, Emigsville (York Co), Pennsylvania. Dentralklappe von außen und von der Seite, 6 : 1 (aus Walcott, 1912).

Von derartigen Formen lassen sich wohl die auch schon im Kambrium, meist aber erst im Untersilur auftretenden anderen Gruppen der Ecardines ableiten, indem vor allem der Stiel unter Vertiefung der ventralen Stielfurche ganz auf die ventrale Klappe übertritt, wie es z. B. bei der heute noch lebenden Discina in ausgesprochenstem Maße der Fall ist. Bei verschiedenen Familien wurde nun die Schale

fast ganz aus kohlensaurem Kalk aufgebaut, und bei solchen traten dann mehrfach schwache Schloßzähne auf, so schon im Unterkambrium. Ob damit gleichzeitig der After rückgebildet wurde, ist natürlich nicht feststellbar, aber im Schalenbau ist der Übergang zu primitivsten und ältesten Testicardines, den fast ganz auf das Paläozoikum beschränkten Strophomenacea, gegeben. Sie sind auch schon, ob zwar schwach, im Kambrium vertreten (Abb. 133) und dadurch ausgezeichnet, daß ihr Stielloch höchstens durch ein vom Stiel ausgeschiedenes Kalkplättchen verengert oder auch verschlossen wird, und daß noch kein verkalktes Armgerüst ausgebildet ist. Bei den geologisch ältesten ist außerdem die für alle Testicardines bezeichnende Prismenstruktur der Kalkschalen noch nicht vorhanden.

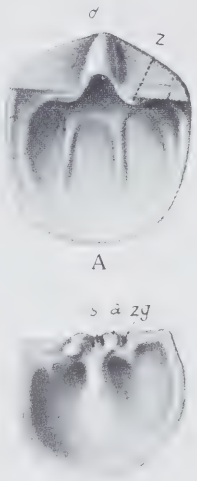


Abb. 133. † Billingsella coloradoensis Shumard (Testicardines, Strophomenacea), Oberkambrium, Reads Landing (Wabasha Co.), Minnesota. A Ventral- und B Dorsalklappe von innen, 2 : 1. d Deltidium, das Stielloch verengernd, z Schloßzahn, s Schloßfortsatz, a Ansatzstelle des Armgerüstes, zg Zahngrube (aus Walcott, 1912).

Schon bei einigen kalkschaligen Ecardines, den Craniidae, war es bereits im Untersilur zur völligen Rückbildung des Stieles unter Anwachsen der Unterklappe an die Unterlage gekommen, bei jungpaläozoischen Angehörigen der Strophomenacea war aber dieser Vorgang besonders häufig und führte hier zur höchsten Spezialisierung, die überhaupt bei den sonst im wesentlichen so gleichartigen Brachiopoden vorkommt. Bei den im Karbon blühenden † Productidae nämlich wurde die Schale durch Stacheln verankert, und bei den auf das jüngste Paläozoikum beschränkten, also bemerkenswert kurzlebigen † Richthofeniidae führte das Anwachsen zu derartigen Umgestaltungen, speziell der hochwachsenden Unterklappe, daß Formen entstanden, die in vieler Beziehung Deckelkorallen des mittleren Paläozoikums (siehe S. 252) und Rudisten unter den Muscheln der Kreidezeit (siehe S. 267) ähneln, ein Beispiel auffälligsten äußerlichen Gleichwerdens (Konvergenz) infolge gleicher Lebensweise, Abb. 148, S. 267. Bedeutsam ist, daß gerade unter den so spezialisierten Formen und zu deren Blütezeit, bei den † Productidae des Karbons, sich die größten bekannten Brachiopoda finden, und daß nach dem Paläozoikum trotz großer Formenmannigfaltigkeit im kleinen und Häufigkeit mancher Gruppen während des Mesozoikums, fast keine besonders abweichenden Typen mehr entstanden. Es war eben der Höhepunkt der Klasse schon überschritten und es kam zu einer Verarmung, die dann während der Tertiärzeit noch stark fortschritt, so daß heute die Brachiopoda nur noch eine sehr bescheidene Rolle in der marinen Tierwelt spielen.

Von primitiven, altpaläozoischen Strophomenacea gab es aber auch Übergänge zu den besonders im Mesozoikum blühenden Rhynchonellacea, bei welchen, wie bei den weiteren Gruppen, das Stielloch in der Regel durch vom Mantel ausgeschiedene Kalkplättchen verengt wird und stets ein verkalktes Armgerüst vorhanden ist. Schon im Kambrium nämlich traten wenigstens Ansatzstellen des Armgerüstes auf (siehe Abb. 133), und bei einigen untersiluriſchen Formen waren sie stärker, so

daß gestaltlich und zeitlich die Ausbildung der einfach hakenförmigen Armgerüste, der Crura der Rhynchonellacea, zu verfolgen ist (Abb. 134).

Da nun die Arme von deren heutigen Angehörigen in ähnlicher Schneckenspirale aufgerollt sind, wie bei den mittelpaläozoischen † Atrypidae (Abb. 135), bei denen an die Crura sich je eine verkalkte Spirale anschließt, erscheint wenigstens

A Abb. 134 B

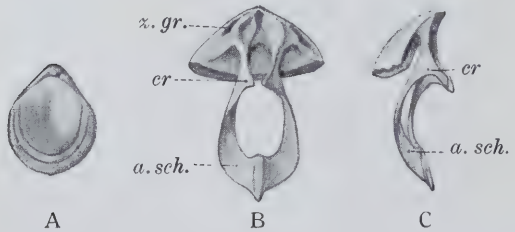
Abb. 135

Abb. 134. † Rhynchotrema capax Conrad (Rhynchonellacea), Untersilur, Richmond, Indiana. A Schale von oben, B Dorsalklappe von innen. a Ansatzstelle des Armgerüstes, zg Zahngrube (aus Hall und Clarke, 1895).

Abb. 135. † Atrypa reticularis L. († Spiriferacea), Mittel- und Oberdevon, Neuyork. Ventralklappe mit dem von außen nach innen spiral gewundenen Armgerüst der Dorsalklappe, dessen Spitzen nach innen oben gerichtet sind, 2 : 3.

die Abstammung dieser Familie der Gruppe der † Spiriferacea von altpaläozoischen Rhynchonellacea sehr wahrscheinlich. Wie aber die meist erst vom Obersilur an bekannten und in der Juraformation aussterbenden † Spiriferacea mit anders orientiertem Spiralgerüst sich ableiten lassen, ist noch nicht einwandfrei zu klären. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß die verschiedenen, verkalkten Spiralgerüste sich in mehreren Stammreihen herausgebildet haben, und zwar eher aus Strophomenacea als aus Rhynchonellacea.

Der Anfangsteil des verkalkten Armgerüstes mancher paläozoischer † Spiriferacea gleicht nun sehr dem Schleifengerüst gewisser Terebratulacea, und diese begannen erst im Devon, blühten während des Mesozoikums und sind heute noch am formenreichsten unter allen Brachiopoda, also entschieden die jüngste Gruppe der Klasse. Da überdies bei ihnen gerade im mittleren Paläozoikum Formen mit recht einfachen Schleifen häufig waren (Abb. 136), liegt der Gedanke nahe, solche von † Spiriferacea abzuleiten, bei welchen der Spiralteil des Armgerüstes rückgebildet wurde. Andere paläozoische Terebratulacea scheinen sich aber am besten unmittelbar von Strophomenacea ableiten zu lassen.



A B C

Abb. 136. † Centronella glansfagea Billings (Terebratulacea), Mitteldevon, Neuyork. A Schale dorsal; B, C Wirbel der Dorsalklappe mit sehr einfachem und kleinem Armgerüst von unten und seitlich, vergrößert; a. sch. Schleife und cr. Crura des Armgerüstes, z. gr. Zahngrube.

Im einzelnen erscheinen manche Entwicklungsreihen von Brachiopoda schon einigermaßen geklärt. Doch erschwert die oft sehr große Variabilität der Schalenform, die bei so wenig beweglichen und als Bodenbewohnern besonders stark von der Fazies abhängigen Tieren ge-

wissermaßen als das Normale erscheint, die klare Einsicht ebenso wie die offenbar häufigen Konvergenzerscheinungen. Von besonderem Interesse ist, daß die Versuche, aus ontogenetischen Stadien, besonders der Armgerüste, stammesgeschichtliche Schlüsse zu ziehen, insofern zu keinen guten Ergebnissen geführt haben, als die ihnen entsprechenden Formen erwachsener Tiere nicht in der zeitlichen Reihenfolge zu finden sind, die bei der Aufstellung von stammesgeschichtlichen Reihen unumgänglich gefordert werden muß.

G. Stachelhäuter (Echinodermata).

Abgesehen von den Seegurken (Holothurioidea), von denen wir fast nichts wissen, als daß sie wahrscheinlich vom Mittelkambrium an vorkommen, sind die Erhaltungsbedingungen für das so bezeichnende, verkalkte Hautskelett der Stachelhäuter günstig, obgleich vollständig erhaltene recht selten sind, weil nur durch Bindegewebe zusammenhängende Skeletteile nach dem Tode der Tiere gewöhnlich auseinanderfallen und zerstreut werden. Wenn trotzdem die Stammesgeschichte im großen noch unklarer ist als bei den ebenfalls stets nur marinen Brachiopoda, so liegt es vor allem daran, daß auch hier schon im älteren Paläozoikum die größeren Abteilungen so differenziert sind, daß ihre Herausbildung kambrisch und vorkambrisch sein muß und daß wir aus dem Kambrium noch allzu wenig und aus dem Präkambrium nichts kennen. Immerhin sind wichtige Hinweise auf den Verlauf der Stammesgeschichte durch Fossilfunde schon ermöglicht, so daß wenigstens bei den Pelmatozoa und den Seeigeln (Echinoidea) über die Grundzüge der Entwicklung einige Klarheit besteht.

Zunächst ist von großer Bedeutung, daß die vom Unterkambrium bis zum Unterkarbon verbreiteten † Edrioasteroidea (= Thecoidea) (Abb. 137) beweisen, daß schon in den ältesten Zeiten die Fünfstrahligkeit voll ausgeprägt war, aber mit regelmäßiger Tafelanordnung nur in den Ambulakren, während die Täfelung der Interambulakren zuerst eine irreguläre und in Zahl, Form und Anordnung sehr wechselnde war, daß der After und die Öffnung für das so bezeichnende Wassergefäß- (Ambulakral-) System in einem Interambulakrum neben der aufwärts gekehrten zentralen Mundöffnung lag, und daß es sich um unbewegliche Bodenbewohner handelt. Bei solchen erscheint ja die Entstehung eines Panzerschutzes und eines radiären Baues am verständlichsten, wenn schon die Festlegung gerade der Fünfstrahligkeit keine Erklärung findet.

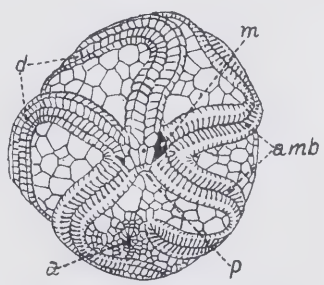


Abb. 137. † Edrioaster Bigsbyi Billings († Edrioasteroidea), Untersilur, Ottawa, Kanada. Ein wenig ergänzte Oralseite; m Mund, p ? Madreporenplatte mit Eingang zum Wassergefäß, a Afteröffnung, amb Ambulakraltäfelchen und Poren dazwischen, d Deckplättchen auf 2 Ambulakralfeldern erhalten (aus Bather, 1914).

Manche † Edrioasteroidea erinnern in geradezu auffallender Weise an Seesterne (Abb. 137), sogar in Einzelheiten ihres Skelettes. In ihrem Festliegen oder Angewachsensein schließen sie sich aber den Pelmatozoa an, von welchen sie wiederum der Mangel von Stiel und Armen unterscheidet. Der

Stiel ist jedoch gerade bei vielen altpaläozoischen Pelmatozoa, bei welchen überdies die Arme öfters sehr schwach ausgebildet waren, ursprünglich offenbar nicht nur ein Festheftungsorgan gewesen, sondern eine gepanzerte, hintere Verlängerung des Leibes, denn er enthielt einen weiten Hohlraum. Der Abstand von unmittelbar festsitzenden, armlosen Formen erscheint demnach einigermaßen überbrückt.

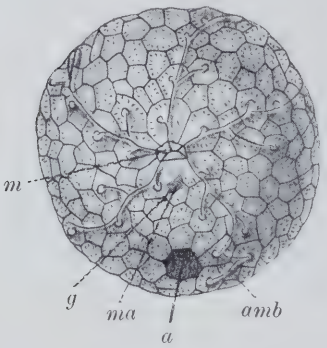


Abb. 138. † Glyptosphaerites Leuchtenbergi Angelin († Hydrophoridea, Diploporita), unteres Untersilur, St. Petersburg. Oralseite ein wenig ergänzt. a Afteröffnung (Täfelung verloren), amb Ambulakralfurchen mit Höckerchen für die unbekannten Ärmchen an den Enden ihrer Seitenäste, g ? Genitalporus, ma ? Madreporenplatte, m getäfeltes Mundfeld.

Im Altpaläozoikum war übrigens die Fünfstrahligkeit noch keineswegs festgelegt, denn damals und besonders im Untersilur waren die Beutelstrahler († Cystoidea) häufig und formenreich, deren allseitig und meistens fest mit sehr vielen Platten gepanzerte Kapsel (Abb. 138), manchmal sogar keine oder eine zweiseitige Symmetrie zeigt und die oft nur wenige, aber stets zweizeilige Arme trug. Von einer Gruppe von ihnen († Hydrophorida), deren Panzertafeln von eigentümlichen Röhren durchzogen oder mit Doppelporen versehen sind, dürften die zierlichen Knospenstrahler († Blastoidea) abstammen, die sich durch strenge Fünfstrahligkeit, sehr geringe Plattenzahl und äußerst komplizierten Bau der Ambulakralfelder auszeichnen. Sie sind ja erst vom Obersilur an bekannt, blühten im Karbon und erscheinen im Perm auf den Indischen Ozean beschränkt und dort ausgestorben.

Andere untersilurische Beutelstrahler wiederum, bei welchen die genannten Röhren oder Poren fast ganz oder völlig fehlen, erlauben die Ableitung der Seelilien (Crinoidea), die im Paläozoikum außerordentlich formenreich und häufig waren und vom Mesozoikum an immer seltener wurden. Wenn man bei ihnen auch schon im Silur die größte Mannigfaltigkeit findet, also ihre Herausbildung nicht zeitlich verfolgen kann, so ist es doch nicht nur gelungen, kleine Stammreihen aufzustellen, sondern es treten gewisse Grundzüge ihrer Entwicklung schon klar hervor.

Im Paläozoikum sind nämlich Seelilien mit zwei- oder wechselzeiligen Armen (Abb. 139), sehr häufig, in der Trias verschwinden diese mit der in Deutschland so häufigen Gattung † Encrinus und es gibt dann nur noch solche mit einzeiligen Armen. Der Kelch der paläozoischen Seelilien ist allermeist allseitig und fest gepanzert, gewöhnlich plattenreich und durch größere Plattenzahl im Afterinterradius noch etwas zweiseitig symmetrisch (Abb. 139). Man kann phylo- und ontogenetisch verfolgen, wie die Kelchplattenzahl verringert und eine völlige Fünfstrahligkeit hergestellt wird und wie die Kelchdecke ihre Panzerung verliert. Endlich sind im Paläozoikum Seelilien mit noch weitem Stielkanal nicht selten, später nur noch solche mit ganz engem vorhanden, auch ist der Stiel im Paläozoikum nur bei wenigen, dem Boden unmittelbar aufliegenden Formen rückgebildet. Erst von der Mitte des Mesozoikums an wurden Seelilien mit ontogenetischer Rückbildung des Stieles herrschend.

Die Entwicklung der Pelmatozoa ging also anscheinend von allseitig und mit vielen Platten unregelmäßig gepanzerten Bodenbewohnern aus zu schwach, mit sehr wenigen Platten, aber regelmäßig und fünfstrahlig gepanzerten. Vom Jura an herrschen Seelilien mit einzeiligen Armen, lockerer Kelchdecke und sehr oft rückgebildetem Stiele. Abgesehen von der wahrscheinlichen Komplikation der Röhren und Ambulakralfelder bei den Knospenstrahlern und von Stielranken der Seelilien spielten demnach Rückbildungserscheinungen die Hauptrolle bei der Entwicklung der Pelmatozoa. Ein Zusammenhang derselben mit der Lebensweise erscheint deutlich, denn die paläozoischen Pelmatozoa lebten alle als Bodenbewohner im Seichtwasser, manche sogar offenbar auf Riffen, also in der Brandung, sie bedurften deshalb eines festen Panzerschutzes und der Festheftung. Vom Mesozoikum an wurde dies aber anders; die wenigen heute noch lebenden, gestielten Seelilien sind auf das Stillwasser der Tiefsee beschränkt, andererseits wurden die Antedonidae durch Platten- und vor allem Stielrückbildung beweglicher als alle Pelmatozoa. Es ist höchst bemerkenswert, daß gerade sie heute verhältnismäßig formenreich und in seichten Meeresteilen häufig sind.

Bezüglich der Stammesgeschichte der See- und Schlangensterne (Asterozoa) läßt sich infolge der Seltenheit gut erhaltener Fossilien und noch ungenügender Erforschung ihrer Anatomie zwar noch keine Klarheit gewinnen, aber doch schon eine, wenn auch noch strittige Darstellung gewisser Grundzüge geben.

Es erscheint zunächst nicht unwahrscheinlich, daß von † Edrioasteroidea auszugehen ist (siehe S. 259 und Abb. 137). Es sind aber noch keine Übergänge bekannt, und es macht die Vorstellung Schwierigkeit, daß die bei diesen stets nach oben gekehrte Mundseite sich nach unten gewendet haben müßte. Jedenfalls sind vom mittleren Untersilur an typische Asterozoa gefunden und scheinen schon vom Mesozoikum an keine wesentlichen Änderungen der See- und Schlangensterne mehr stattgefunden zu haben, so daß hier eine ungewöhnliche Beharrlichkeit der Organisation vorliegt.

Im älteren Paläozoikum sind aber Formen vorherrschend († Auluroidea, Abb. 140), die zwar äußerlich Schlangensternen oder Seesternen gleichen, aber noch wie die † Edrioasteroidea kein dorsales Hautskelett besaßen und wie sie und die Schlangensterne die sogenannte Madreporenplatte, d. h. den Eingang in ihr Wassergefäßsystem, auf der Mundseite hatten. Erst erheblich später im Paläo-

Abb. 139. Lobocrinus longirostris Hall († Camerata), Unterkarbon, Burlington, Iowa. Vorderseite; a getäfelte Afterröhre, b drei Basalplatten, br zweizeilige, z. T. unten abgebrochene Armäste mit Pinnulae, c Kostalplatte, ir Interradialplatten, r fünf Radialplatten, st oberster Stielteil, t fest getäfelte Kelchdecke.

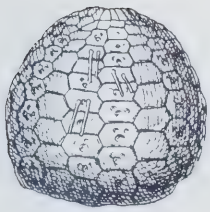
zoikum treten bei echten Schlangensternen (Ophiuroidea) regelmäßige Kreise dorsaler Platten, Schilderlängsreihen rings um die Arme und zu sogenannten Armwirbeln verschmolzene Ambulakralstücke auf und erweisen sich so als nicht ursprüngliche Gebilde. Bei den Seesternen (Asteroidea) weist wenigstens der Umstand, daß bei einigen wenigen paläozoischen die Madreporenplatte nicht dorsal, sondern wie bei den vorigen auf der Mundseite liegt, auf nähere Beziehungen zu diesen hin. Bemerkenswert ist auch, daß die paläozoischen Seesterne noch keine Poren zwischen ihren Ambulakralstücken gehabt haben sollen, also vielleicht noch keine gut schwellbaren Füßchen als Fortbewegungsorgane besaßen.

A B C

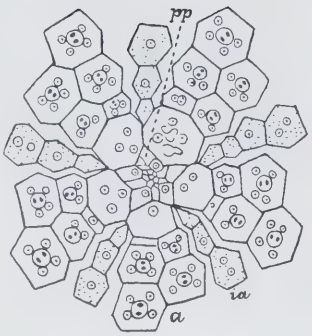
Abb. 140. † Aspidosoma petaloides Simonovitsch († Auluroidea), oberes Unterdevon, Niederlahnstein, Rheinprovinz. A ungepanzerte Dorsalseite, B Ventralseite eines Armes rekonstruiert, 1,3 : 1. a Ambulakrale, ad Adambulakrale, m Mundskelett, r Randplatten der Körperscheibe (aus Schöndorf, 1910). C Schematischer Querschnitt durch einen Arm; a Ambulakrale, ad Adambulakrale mit Stachel, amb Kanal für das radiale Ambulakralgefäß, c radiale Ausstülpung der Leibeshöhle, nur Haut darüber, f Kanal und g Grube für ein Ambulakralfüßchen, mm Muskeln (aus Spencer, 1914).

Ungewöhnlich klar liegen die Grundzüge und viele Einzelheiten der Stammesgeschichte der Seeigel (Echinoidea), weil sie sich wesentlich in jüngeren Perioden abspielte, aus welchen die sehr bezeichnenden Gehäuse und Stacheln reichlich und gut erhalten vorliegen. Allerdings ist natürlich auch hier noch manches unsicher und strittig, und vor allem ist mißlich, daß aus Silur, Perm und Trias noch viel zu wenige genügend erhaltene Seeigel vorliegen. Jedenfalls verlohnt sich hier eine genauere Darstellung.

Es liegt nahe, sie von † Hydrophorida mit Doppelporen (siehe S. 260) abzuleiten, besonders da bei einem solchen fünfstrahlig gebauten † Diploporiten des Untersilurs die Doppelporen auf zwei Reihen ambulakraler, allerdings Ärmchentragender Platten beschränkt sind. Übergangsformen sind aber nicht gefunden und eine Gattung im Untersilur (Abb. 141) bezeugt, daß es damals schon ziemlich typische reguläre Seeigel gab. Sie erscheint darin höchst bemerkenswert, daß ihre Ambulakral- und Interambulakralplatten noch sehr wenig in Form und Größe verschieden waren, daß erstere jenen von Jugendstadien lebender glichen, daß nur eine interambulakrale Plattenreihe vorhanden, und daß wie bei obersiluriſchen Formen (Abb. 142) der aborale Pol noch nicht so wie bei allen späteren Seeigeln gebaut war. Andererseits erscheint stammesgeschichtlich von größter Bedeutung, daß fast alle paläozoischen Seeigel († Palechinoidea) zwar regulär gebaut waren, indem ihr mit einem kom-

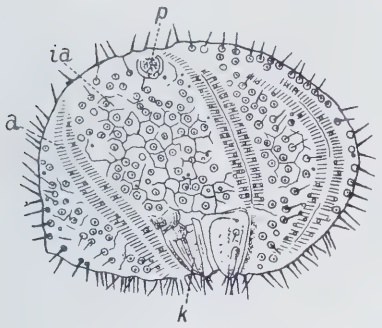


A

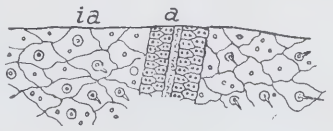


B

Abb. 141. †Bothriocidaris Pahleni F. Schmidt (†Bothriocidaroidea), Unterſilur, Eſtland.
A Gehäuſe ſeitlich, 2 : 1, mit Stachelreſten auf dem Ambulakralfelde; B †Bothriocidaris globulus Eichwald, von ebenda. Schematiſierter Scheitel, 5 : 1; a Ambulakralplatten mit mehreren Warzen und je einem Porenpaar in einer Grube, ia einreihiges Interambulakralfeld mit wenigen Warzen, pp getäfeltes Afterfeld.



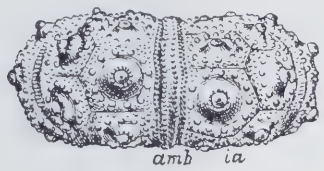
A



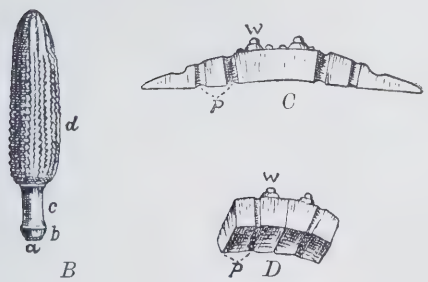
B

Abb. 142. † Echinocystites pomum Wyv. Thomson († Cystocidaroidea), Oberſilur, Leintwardein, England.

A platt gedrücktes Gehäuſe, 1 : 2. a bandförmiges Ambulakralfeld, ia unregelmäßig getäfeltes Interambulakralfeld, z. T. mit erhaltenen Stacheln, k Kiefergebiß, p exzentriſch gelegenes Afterfeld. B Abdruck eines Teiles der Außenfläche vergr.; a vier Reihen von Ambulakraltäfelchen mit Doppelporen, ia interambulakrale Täfelchen mit Stachelwarzen (aus Jackſon, 1912).

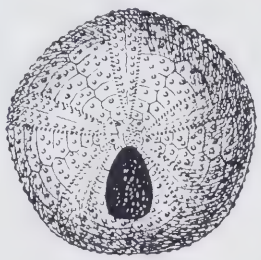


A

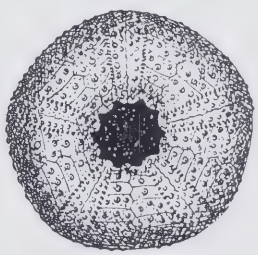


B

Abb. 143. Cidaris † coronata Goldfuß (Cidaroidea), oberer Jura, Süddeutſchland.
A Gehäuſe, B Primärſtachel ſeitlich; a Gelenkpfanne, amb ſchmales, bandförmiges Ambulakralfeld, b Kopf, c Hals, d Körper, ia breites Interambulakralfeld mit großen Warzen; C Cidaris sp., obere Trias, St. Caſſian, Südtirol, und D Cidaris Touarsii Val., rezent, Querſchnitt eines Ambulakralfeldes, 6 : 1, p Poren, w Warzen, Platten bei C mit abgeſchrägten, bei D mit ſenkrechten Seitenrändern.



A



B

Abb. 144. †Pygaster umbrella Agassiz († Holectypoidea), oberer Jura, Chatillon, Frankreich. A junges Gehäuſe von oben mit Afterlücke hinter dem Scheitelſchild und mit einfach bandförmigen Ambulakralfeldern; B Unterſeite mit zentralem Mundfeld mit Kiemeneinſchnitten am Rande.

plizierten Kiefergebiß ausgestatteter Mund in der Mitte der Unterseite, der After im Gegenpol lag, und die fünf bandförmigen Ambulakral- und fünf Interambulakralfelder unter sich gleich waren, daß aber die Zahl der Tafelreihen beider Arten von Feldern sehr oft höher als zwei war und schwankte, und daß fast stets alle Tafeln oder doch die beiden Felderarten gegeneinander beweglich (schuppig statt pflasterartig) waren, also noch keinen starren Panzer bildeten (Abb. 142).

An derartige, im wesentlichen reguläre Formen des jüngeren Paläozoikums schließen sich zeitlich und gestaltlich die vom Perm bis jetzt verbreiteten und bis in das mittlere Mesozoikum häufigen Cidaroidea an, bei welchen ebenso wie bei allen übrigen Seeigeln die Tafelreihenzahl auf je zwei in allen zwei mal fünf Feldern festgelegt ist, deren vorjurassische Vertreter aber noch eine schuppige, also ein wenig bewegliche Verbindung ihrer Ambulakral- und Interambulakralfelder hatten (Abb. 143).

Mit diesen, in ihrem ganzen Bau zweifellos primitivsten der heutigen Seeigel, scheinen nun in der Trias die regulären Diademiformia durch leider nur in Bruchstücken erhaltene Übergänge verbunden zu sein, die sich sogar in der sehr bezeichnenden Stachelstruktur nachweisen lassen. Im jüngeren Mesozoikum gab es von solchen wiederum Übergangsformen zu den heute auf tieferes Stillwasser beschränkten Echinothuriidae, deren schwaches, lockeres Skelett durch Rückbildung eines festen, regulären, also sekundär entstanden erscheint.

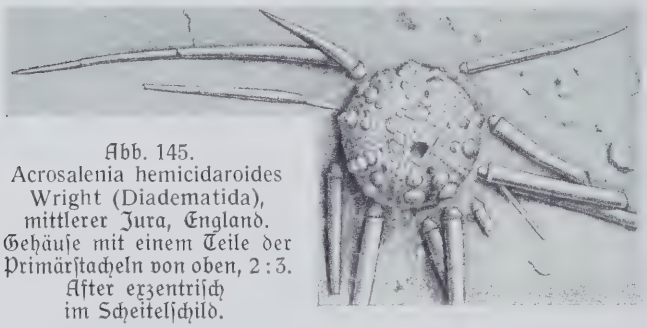
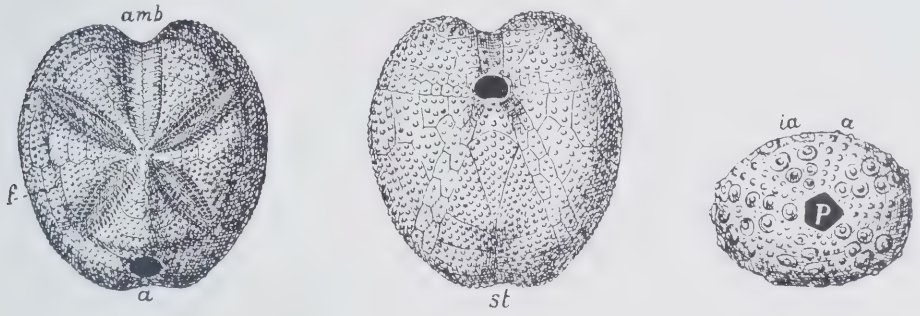


Abb. 145. Acrosalenia hemicidaroides Wright (Diadematida), mittlerer Jura, England. Gehäuse mit einem Teile der Primärstacheln von oben, 2 : 3. After exzentrisch im Scheitelschild.

Vom Jura an begannen sich auch die mit sogenannten Großtäfelchen, d. h. mit verschmolzenen Ambulakraltäfelchen versehenen, regulären Diadematida zu entwickeln, deren kompliziertere Formen erst im Känozoikum eine Rolle spielen. Während des älteren Mesozoikums dürften dann aus einfacheren Diadematida mit nicht mehr ganz zentral gelegenem After (Abb. 145), die primitivsten, bis in das Alttertiär vorkommenden Irregularia, die † Holectypoidea (Abb. 144), hervorgegangen sein. Man kennt bei diesen fossilen Seeigeln alle Übergänge von einem noch dicht hinter dem Scheitelschild gelegenen After bis zu einem im hinteren Interambulakralfelde ventral befindlichen. Aus ihnen entwickelten sich in der Kreidezeit die Clypeastroidea, deren Ambulakralfelder nur noch auf der Aboralseite gut ausgebildet (petaloid) werden. Sie sind im Känozoikum meistens an das Leben in stark bewegtem Seichtwasser angepaßt und daher oft ungewöhnlich fest gepanzert und dorsoventral abgeplattet.

Da einerseits manche † Holectypoidea eine Rückbildung des Kiefergebisses erkennen lassen, andererseits bei gestaltlich ihnen sehr nahestehenden, kiefergebißlosen Irregularia in der Ontogenie noch ein rudimentäres Gebiß nachgewiesen ist, liegt es nahe, von den ersteren solche Asternata abzuleiten, bei deren geologisch

jüngeren Vertretern dann die Ambulakralfelder wiederum petaloid wurden. Ihre ältesten Angehörigen sind aber auch schon aus dem untersten Jura bekannt, so daß die noch nicht gefundenen Übergangsformen vorjurassisch sein müßten. Von ihnen stammen endlich die Sternata, deren älteste, mitteljurassische Formen noch bandförmige Ambulakralfelder besaßen, bei denen sich aber, besonders von der jüngeren Kreidezeit an, immer mehr petaloide Ambulakralfelder und vor allem eine zweiseitige Symmetrie unter Vorrücken des queroval werdenden Mundes und Ungleichwerden der Ambulakralfelder unter sich ausbildet (Abb. 146 A, B). Es hängt das zweifellos mit einer steigenden Anpassung dieser heute herrschenden Seeigelgruppe an das Schlammwühlen und Schlammfressen zusammen, während die mehr kugeligen Regularia hauptsächlich wenig beweglich auf festem Meeresgrunde, die Cidaridae sogar oft auf felsigem hausen.



A B C

Abb. 146. Hemiaster † Meslei Peron et Gauthier (Sternata), mittlere Kreide, Batna, Algier. A, B Gehäuse von oben und unten; vorderes Ambulakralfeld amb bandförmig und vertieft, die anderen vier petaloid und ungleich lang, a After an der Rückseite, Mund vor der Mitte und queroval, dahinter st Sternum, f Fasziole. C Hemiaster cavernosus Agassiz rezent, Kerguelen-Insel, südlicher Indischer Ozean. Jugendliches Gehäuse noch regulär, Ventralseite mit fünfeckigem, zentralem Mundfelde P, gleichartigen Ambulakralfeldern a und Interambulakralfeldern ia (After noch im Scheitelschilde).

Die paläozoischen Seeigel hatten zwar schon einen gewissen Höhepunkt zur Karbonzeit, die eigentliche Blüte der Ordnung fällt aber viel später als die der Pelmatozoa, nämlich in die Kreidezeit. Damals erreichten sie ihre größte Formenmannigfaltigkeit und Häufigkeit; ihre stattlichsten Vertreter findet man aber erst darnach, die größten, bis fast ein Drittel Meter dicken Echinothuriidae, in dem heutigen Stillwasser. Von Bedeutung ist, daß gerade als primitiv anzusprechende Gattungen, wie Cidaris und Salenia, besonders langlebig sind, indem erstere vom Jura, letztere von der Kreide bis jetzt nachgewiesen ist, während sonst die Gattungen und Arten der Seeigel als geologisch kurzlebig erscheinen. Ferner ist wichtig, daß die leider noch sehr wenig erforschte, postlarvale Ontogenie der Seeigel Stadien zeigt, die mit dem hier dargelegten Verlaufe der Stammesgeschichte gut in Einklang stehen, z. B. ein reguläres Stadium in der Ontogenie von Irregularia (Abb. 146 C).

Wie bei den Pelmatozoa spielt also bei den Seeigeln eine Verringerung der Zahl der Panzerplattenreihen und ein Regulärwerden der Panzerung eine Hauptrolle; die sogenannten Irregularia sind ja nichts weniger als unregelmäßig gebaut. Aber im Gegensatz zu jenen sind die ältesten Seeigel fast alle streng fünfstrahlig

und erst von der Jurazeit an tritt mit dem Herausrücken des Afters aus dem Scheitelschild in das hintere Interambulakrum eine zweiseitige Symmetrie in Erscheinung (wenn wir von Ausnahmefällen im Obersilur absehen, Abb. 142 A), die sich, wie wir oben sahen, bei den modernsten Formen immer mehr verstärkt. Diese erscheinen hier als die beweglichsten gegenüber den streng radiären Seeigeln, und es ist bemerkenswert, daß gerade sie im Känozoikum herrschen, denn hier ergibt sich wieder eine Analogie mit den Pelmatozoa, bei welchen auch zuletzt die frei beweglichen Antedonidae blühen (S. 261).

H. Weichtiere (Mollusca).

Der sehr umfangreiche Stamm der Weichtiere bietet leider insofern für den Paläontologen ungünstige Verhältnisse, als alle seine Klassen schon im Untersilur, manche sogar schon im Kambrium scharf getrennt sind, und als zwar allermeist Kalkschalen vorhanden sind, diese aber leicht aufgelöst werden, so daß man in der Regel nur Abdrücke und Steinkerne findet, die oft nur zu wenig Aufschluß über die Gesamtorganisation und über die systematische Stellung der Tiere geben. Diese Nachteile werden allerdings dadurch einigermaßen wettgemacht, daß Reste von Weichtieren zu den häufigsten Versteinerungen gehören, und daß bei manchen die Steinkerne bessere Merkmale geben als die voll erhaltenen Schalen.

Von Bedeutung ist, daß die primitivsten Weichtiere, die Klasse der marinen Amphineura, sich wenigstens in einer ihrer zwei Ordnungen, den Käferschnecken (Polyplacophora), schon im Untersilur nachweisen lassen. Dabei kann von einer weiteren Entwicklung fast nur insofern die Rede sein, als die paläozoischen Formen noch die seitlichen Hafträndер ihrer acht kalkigen Rückenplatten entbehrten, was heute lediglich bei wenigen, auf das Stillwasser der Tiefsee beschränkten Formen der Fall ist, und als die meisten schmal waren, während es jetzt sehr viele breite gibt. Für das sehr hohe Alter der kleinen Ordnung spricht auch, daß sie schon in der Karbonzeit verhältnismäßig formenreich war, und daß manche Tiere bereits im Paläozoikum eine ungewöhnliche Größe von über 10 cm Länge erreichten.

Als noch konstanter erscheint aber die kleine Klasse der Zahnröhren (Scaphopoda), da deren röhrenförmige Kalkschalen ebenfalls vom Untersilur an vorkommen und sich manche ihrer Gattungen viele Perioden hindurch verfolgen lassen. Sie hausen eben wie die gleichfalls äußerst langlebige Lingula unter den Brachiopoda (S. 256) im Sande des Meeresbodens, sind also sehr gleichförmigen Bedingungen von den ältesten Zeiten her angepaßt. Daß es sich aber doch um eine jüngere Tiergruppe handelt als bei den in ihrem Bau primitiveren Amphineura, kann man daraus erschließen, daß sie erst im Känozoikum formenreich wurden. Eine Entwicklung seit dem Untersilur läßt sich darin erkennen, daß alle geologisch älteren Schalen glatt waren, skulptierte erst vom Jungtertiär an eine größere Rolle spielen, und daß erst von der Kreidezeit an bauchig erweiterte auftraten.

Die umfangreiche Klasse der Muscheln (Lamellibranchiata) ist sogar bereits im ältesten Kambrium in allerdings sehr seltenen und unsicheren Resten vertreten, im marinen Untersilur schon in ziemlich mannigfaltigen Formen. Als primitivste davon gelten gewisse Taxodonta (Nuculacea), gleichklappige Muscheln mit Perl-

mutterschicht, zwei ungefähr gleichstarken Schließmuskeln, langem äußerem Bande und gleichartigen, sehr zahlreichen Schloßzähnchen und ohne Atem- und Afterröhren (Siphonen), also mit einfachem Mantelrande (Abb. 147). Von solchen stammen wahrscheinlich nicht bloß die anderen Taxodonta, die zum Teil auch schon im Silur auftraten und bei welchen oft die Perlmutterschicht verloren ist, oft das Band sich nach innen verlegte oder auch die Schloßzähne ungleichartig wurden und an Zahl abnahmen, sondern wohl auch alle Heterodonta, bei denen vor allem die wenigen Schloßzähne sich in der Regel in Haupt- und Seitenzähne differenzierten und so eine bessere Verbindung beider Klappen bilden.

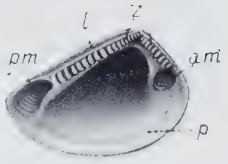


Abb. 147. † Ctenodonta planodorsata Ulrich (1893) (Taxodonta), Untersilur, Minnesota. Linke Klappe von innen; am Eindruck des vorderen Schließmuskels, l Ansatzstelle des äußeren Bandes, p einfache Mantelrandlinie, pm Eindruck des hinteren Schließmuskels, z gleichartige Zähnchen.

Wennschon auch sie schon im Silur vertreten sind, wurden sie doch erst viel später formenreich und blühten erst vom Mesozoikum an stark auf. Bemerkenswert ist, daß dünnschalige, schloßlose, wohl im Schlamm lebende Formen vom mittleren Paläozoikum an immer wieder auftraten und anscheinend von verschiedenen, normalen Heterodonta abstammen, und daß starke Siphonen und eine dadurch bedingte Mantelrandbucht erst vom mittleren Mesozoikum an in mehreren Stammreihen auftraten, sowie, daß sehr starke Ungleichklappigkeit erst in der Kreidezeit erschien. In ihr entwickelten sich nämlich wahrscheinlich aus Chamiden-ähnlichen Muscheln äußerst dickschalige Heterodonta, die † Rudistae, die in Anpassung an ein Leben in stark bewegtem, warmen, marinen Seichtwasser mit einer sich ungewöhnlich erhöhenden Klappe angewachsen waren und dadurch in ihren extremen Vertretern eine höchst

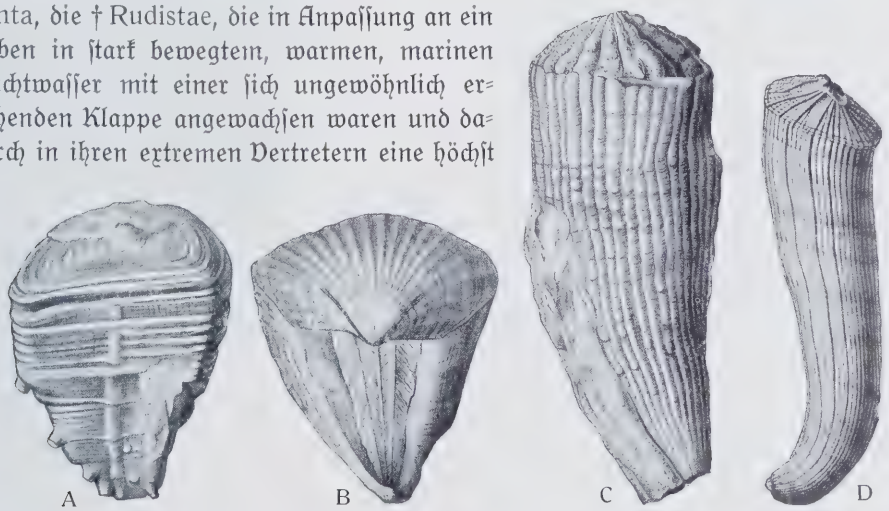


Abb. 148. Konvergenz, d. h. äußere Ähnlichkeit nicht verwandter beschalter Tiere infolge gleichartiger, geselliger, festsitzender Lebensweise in stark bewegtem, marinem Seichtwasser. A † Rhizophyllum gotlandicum F. Römer (Madreporaria, † Tetracoralla), Obersilur, Gotland; Deckelkoralle seitlich. B † Meekella procera Schellwien (Brachiopoda, Strophomenacea), Oberkarbon, Neumarkl, Kärnten; Schalenansicht auf den Schloßrand, 2 : 3, Ventralklappe kegelförmig, Dorsalklappe nur etwas gewölbt. C † Hippurites toucasianus d'Orbigny (Lamellibranchiata, Heterodonta, † Rudistae), obere Kreide, Nefgraben bei Salzburg; Schale seitlich, 2 : 3, rechte Klappe hoch kegelförmig, linke wenig gewölbt. D Pyrgoma † costata Kramberger (Crustacea, Cirripedia), Obermiocän, Agram, Kroatien; Schale seitlich, 2 : 1, Schale aus verwachsenen Kalkplatten, oben Öffnung für verloren gegangene zwei Paar bewegliche Deckelplatten.

auffällige Konvergenz mit mittelpaläozoischen Deckelkorallen (S. 252), gewissen jungpaläozoischen † Strophomenacea unter den Brachiopoda (S. 257) und känozoischen Cirripedia (S. 279) unter den niederen Krebsen zeigen (Abb. 148).

Erwähnenswert sind unter den noch mit Perlmutter und einfachem Mantelrand ausgestatteten, also in mancher Beziehung primitiven Heterodonta die marinen Trigoniidae, welche von mittelpaläozoischen, kaum verzierten Formen mit einfacheren Hauptzähnen sich ableiten lassen, dann im mittleren Mesozoikum eine große Fülle reich verzierter Formen mit eigenartigem Schloß (Abb. 149), entwickelten und schließlich während der jüngeren Kreidezeit auf die Südhemisphäre und im Känozoikum in sehr wenigen Arten auf den indopazifischen Ozean beschränkt wurden. Sie liefern also ein sehr klares Bild von dem Aufschwung, der Blüte und dem allmählichen Niedergang einer Tiergruppe mit dem endlichen Überbleiben weniger Relittenformen in einem beschränkten, südlichen Gebiete. Ebenso beachtenswert erscheinen auch unsere herrschenden Süßwassermuscheln, die Najadidae, die von der Trias an einen immer größer werdenden Aufschwung nahmen und die bald von primitiveren Trigoniidae, bald von Brack- und Süßwassermuscheln des jüngeren Paläozoikums mit meist sehr schwachen Schloßzähnen abgeleitet werden, aber vielleicht keine einheitliche Familie darstellen.

Besser als die Heterodonta sind mit den primitiven Taxodonta die im Paläozoikum und Mesozoikum formenreichen Aviculidae durch altpaläozoische Übergänge (Abb. 150 und 151) verbunden, die primitivsten und ältesten der Anisomyaria, bei welchen der vordere Schließmuskel und das Schloß schwindet, oft auch die Perlmutterschicht und die Vorderhälfte der Klappen rückgebildet wird, ein Anheften durch Byssus häufig auftritt, aber Siphonen sich nicht entwickeln. Abgesehen von den genannten, primitivsten Formen spielten sie erst vom Mesozoikum an eine Rolle mit Formen, deren vorderer Muskel völlig rückgebildet ist (Monomyaria) und nur noch in der Ontogenie manchmal auftritt, z. B. bei den Austern (Ostreidae). Bemerkenswert sind darunter die Kammuscheln (Pectinidae), deren Klappen sekundär symmetrisch geworden sind, und bei welchen im unteren Jura, in der Kreide und vom jüngeren Alttertiär an immer wieder ungleichklappige Formen, z. B. die bekannten Pilgermuscheln (Abb. 152) auftraten, die wiederholt aus gleichklappigen hervorgegangen sein dürften, obwohl dies neuerdings bestritten wird.

Schon vom Untersilur an traten endlich die Desmodonta auf, die fast sämtlich an ein Leben in Schlamm, Sand oder gar in festem Gestein (Bohrmuscheln) angepaßt sind, und deren Schalen dementsprechend dünn und schloßlos, manchmal sogar mehr oder minder stark rückgebildet sind. Auch bei ihnen herrschten zuerst Muscheln mit äußerlichem Bande und ohne Siphonen, während jetzt nur noch eine einzige Gattung ohne Mantelrandbucht im Mittelmeere lebt, und erst vom Mesozoikum an solche mit sehr starken Siphonen und dementsprechender Mantelrandbucht weitaus vorwiegen. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß diese Formen von verschiedenen anderen Muschelgruppen abstammen und ihre gemeinsamen Merkmale wesentlich der Anpassung an gleiche Lebensweise verdanken, nachzuweisen ist dies jedoch noch nicht.

Ist demnach zwar die Abstammung großer Gruppen der Muscheln in wesentlichen Zügen noch nicht geklärt, so verdient doch ausdrücklich hervorgehoben zu werden,

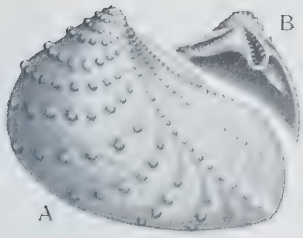


Abb. 149.

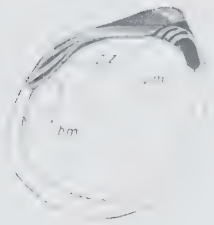


Abb. 150.

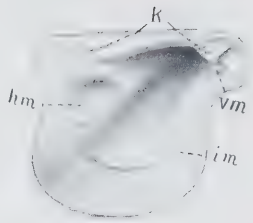


Abb. 151.

Abb. 149. Trigonia † clavellata Quenstedt (Heterodonta), mittlerer Jura, Württemberg; A linke Klappe von außen, 3 : 4; B Schloß mit gerieften Zahngruben, 3 : 4.

Abb. 150. † Vanuxemia obtusifrons Ulrich (1894) (Taxodonta), Untersilur, Minnesota. Linke Klappe von innen; hm großer hinterer, vm kleiner vorderer Muskeleindruck, zz schräge Schloßzähnchen (kombinierte Figur).

Abb. 151. † Pterinea fasciculata Goldfuß (Anisomyaria, Aviculidae), oberes Unterdevon, Ems, Rheinprovinz; linke Klappe von innen, 3 : 4; hm Eindruck des hinteren, vm des vorderen, im Schwinden begriffenen Schließmuskels, darunter Byssusausschnitt der Klappe, k Kerbzähnchen des Schloßrandes, im einfache Mantelrandlinie.

Abb. 152. Ungleichklappige Pectinidae. A † Weyla † prodoana Vern. et Coll. unterer Jura, Anchuela del Campo, Spanien, Ansicht der flachen Klappe und von vorn; B † Neithea atava Römer, unterste Kreide, St. Croix, Frankreich; Schale seitlich, 2 : 3, von der gewölbten Klappe nur Wirbel sichtbar; C Pecten † arcuata Brochhi Oligocän, Rocchette bei Asti, Norditalien; gewölbte Klappe schräg von vorn.

daß nicht nur manche Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung, wie z. B. das Schwinden der Perlmutterinnenschicht, die Ausbildung der Siphonen und die stärkere Ungleichklappigkeit sowie die Rückbildung des Schlosses in mehreren, getrennten Stammreihen und das Aufblühen der ganzen Klasse erst nach der Blütezeit der ähnlich lebenden Brachiopoda (S. 256) feststehen, sondern daß auch im Kleinen schon manche Entwicklungsreihen einigermaßen gesichert erscheinen. Erwähnenswert ist schließlich, daß sehr stattliche Muscheln erst vom Mesozoikum an gefunden werden, und daß die Riesenform Tridacna jetzt in warmem, marinem Seichtwasser lebt.

Bei den während des Känozoikums im Meere und auf dem Lande außerordentlich formenreichen und auch im Süßwasser nicht seltenen Schnecken (Gastropoda) gibt die Schale zwar im Kleinen gute systematische Merkmale, erlaubt aber nur allzuwenige Rückschlüsse auf die Weichteile und infolge vielfacher Konvergenzen nur unsichere auf die systematische Zugehörigkeit im großen. Daß sie kein für alle Schnecken lebensnotwendiges Organ ist, wird ja durch die vielen schalenlosen Formen verschiedener Ordnungen bezeugt. Schon deshalb ist es unmöglich, die auch auf

Grund des Studiums der Ontogenie und der Weichteile noch sehr strittige und unklare Stammesgeschichte der Schnecken durch Fossilfunde von Schneckenschalen wesentlich zu erhellen. Vor allem kommt dazu, daß einerseits im Altpaläozoikum Süßwasser- und Landschnecken noch nicht nachgewiesen sind, andererseits schon im marinen Kambrium äußerst verschiedene Schalenformen: zweiseitig symmetrische konische und spirale, asymmetrische mützenförmige bis niedrig und hochspirale (Schneckenspirale) mit und ohne Schlitz, einwandfrei bezeugen, daß bereits vor dem Kambrium eine uns völlig unbekannte weitgehende Differenzierung der Schnecken erfolgt sein muß.

Trotzdem lassen sich in dem zeitlichen Auftreten der Schalenformen Gesetzmäßigkeiten erkennen, die stammesgeschichtlich sehr wichtig sind. So nahm die Mannigfaltigkeit der Schnecken während des Paläozoikums nur langsam, während des Mesozoikums stärker zu, um erst im Känozoikum den Höhepunkt zu erreichen,

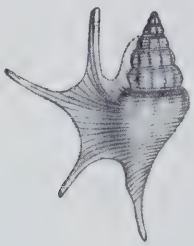


Abb. 153.

Abb. 154.

Abb. 153. Aporrhais † galeata d'Orb. (Ctenobranchia), mittlerer oberer Jura, Südfrankreich. Gehäuse mit Sipho und anderen Mündungsfortsätzen, 3 : 4.

Abb. 154. Dendropupa † vetusta Dawson (Stylommatophora), Oberkarbon, Neuschottland. Schale, 3 : 1.

obwohl die Klasse schon in den ältesten Zeiten eine nicht unbedeutende Rolle gespielt haben muß. Die größten bis mehrere Fuß langen Schneckenhäuser fand man übrigens auch im warmen, marinen Seichtwasser der Neuzeit. Diese Zunahme der Mannigfaltigkeit beruht wesentlich darauf, daß unter den besonders formenreichen Vorderkiemern (Prosobranchia) Schneckenhäuser mit Ausguß oder Sipho oder mit anderer Komplikation des Mundrandes (Abb. 153) oder mit starker Verzierung während des Paläozoikums noch keine Rolle spielten und sich erst vom mittlerne Mesozoikum an immer stärker entfalteten, daß ferner Lungenschnecken (Pulmonata) und Süßwasser bewohnende Prosobranchia auch erst von da an häufig wurden, und daß von den planktonischen Schnecken die Flügelschnecken (Pteropoda) erst von der oberen Kreide an, die Kielschnecken (Heteropoda) gar erst vom Alttertiär an sicher nachgewiesen sind.

Von großer Bedeutung erscheint weiterhin, daß man erst aus dem Karbon vereinzelte Lungenschnecken kennt, die man zu den landbewohnenden rechnen muß, z. B. Pupa-artige (Abb. 154), und erst von dem mittleren Mesozoikum an sichere Süßwasser und Meer bewohnende (Basommatophora z. B. Limnaeidae), endlich erst vom jüngeren Paläozoikum an Hinterkiemer (Opisthobranchia), während im Paläozoikum Formen herrschten, die sich am besten primitiveren Vorderkiemern

anreihen, bei welchen sehr oft, wie bei primitiveren Muscheln (S. 267) eine Perlmutterinnenschicht vorhanden ist.

Dies spricht dafür, daß von letzteren die anderen eben genannten Ordnungen abstammen, und daß unter den Lungenschnecken, wie zu vermuten war, Landbewohner die ursprünglichsten sind, während sich die andern sekundär dem Leben im Süßwasser oder in marinen Küstengewässern angepaßt haben. Wenn auch die Zartheit der Gehäuse planktonischer Schnecken deren Erhaltung erschwert, spricht ferner doch deren sehr spätes Auftreten entschieden dafür, daß auch hier eine erst während des Mesozoikums erfolgte Anpassung verschiedener Schnecken an das Hochseeleben vorliegt.

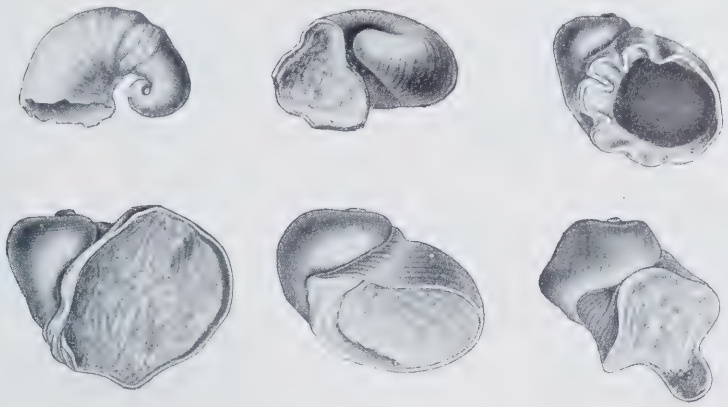


Abb. 155. † Platyceras cornutum Hisinger (Ctenobranchia), Obersilur, Gotland. Gehäuse einer auf Crinoidea schmarotzenden Schnecke, 1,5—2 : 1; Spirale und besonders Mündung ungewöhnlich variabel.

Die fossilen Schalen der genannten primitiven Vorderkiemer erlauben aber noch weitere Schlüsse. So sind im marinen Altpaläozoikum napf- bis mützenförmige oder konische Schalen mit manchmal etwas gekrümmten oder spiralen Anfangsteilen (Abb. 155) auffällig häufig, Formen, die man Cyclo- und primitiven Ctenobranchia (also Patellidae, Capulidae usw.) anreihen muß, vor allem aber Gehäuse, die offenbar zu den Schildkiemern (Aspidobranchia), den primitivsten aller Vorderkiemer gehören. Sehr bemerkenswerterweise sind es hier aber nicht die napfförmigen oder kaum spiralen Gehäuse, die sich vielmehr erst vom jüngeren Paläozoikum an finden, sondern regelmäßig spirale, welche uns als älteste entgegentreten. Unter diesen herrscht die niedrige bis hohe Schneckenspirale weitaus vor. Von bemerkenswerter Häufigkeit sind darunter Gehäuse mit einem Schalenschlitz (Abb. 156), dem ein solcher des Mantels entsprechen muß, was auf vorkambrische Urmollusken hinweisen kann, von welchen auch die Muscheln mit ihrem zweigeteiltem Mantel abstammen.

Besonders erwähnenswert sind darunter die Pleurotomariidae, die vom Kambrium bis jetzt bekannt, während des Känozoikums im Gegensatz zu früher sehr formenarm sind und wovon die einst allgemein verbreitete Gattung Pleurotomaria jetzt nur noch in der Tiefsee weit getrennter Gebiete lebt (Abb. 156).

Auf ein vielleicht noch primitiveres Stadium weisen endlich wahrscheinlich Formen mit Schalenschlitz hin, die im Meere während des Paläozoikums verbreitet, in der Triaszeit ausstarben, und deren meist dickwandige Gehäuse ganz oder fast völlig in einer Ebene spiral, also zweiseitig symmetrisch sind (Abb. 157); denn es liegt nahe, bei diesen alten Formen an eine ursprüngliche zweiseitige Symmetrie zu denken, die den allermeisten Schnecken, wie schon ihr Haus zeigt, verlorengegangen ist und nur bei manchen, z. B. bei gewissen Kielschnecken, sekundär wieder hervortritt.

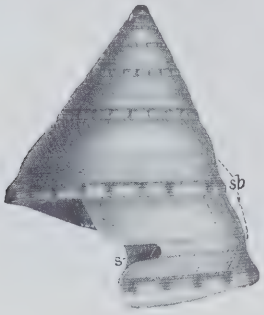


Abb. 156.

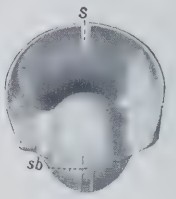


Abb. 157.

Abb. 156. Pleurotomaria † subfasciata d'Orb. (Aspidobranchia), mittlerer Jura, Sherborne, England; Schale, 1 : 2, s Schlitz, sb Schlitzband, ersteren verschließend.

Abb. 157. † Bellerophon bicarenus Lev. (Aspidobranchia), Unterkarbon, Tournay, Belgien; Schale, 1 : 2; s Schlitz, sb Schlitzband.

Sind so im großen doch mehr oder minder bestimmte Hinweise auf die Entwicklung der Schnecken während früherer Zeiten vorhanden, so ist es auch schon mehrfach gelungen, kleine Entwicklungsreihen von Gehäuseformen zu verfolgen. Denn dabei ist der Umstand günstig, daß sich an den häufig erhaltenen Schneckenspiralen die Ontogenie der Schalenwindungen und ihrer Skulptur gut beobachten läßt. Die in vielen Veröffentlichungen verbreiteten und daher besonders bekannten Entwicklungsreihen von Süßwasserschnecken im europäischen Jungtertiär haben sich allerdings als keineswegs einwandfrei erwiesen, denn bei der einen (Paludina) entsteht zuletzt eine Form, die man schon in erheblich älteren Schichten gefunden hat, so daß man nicht gut von der Entstehung einer neuen Gattung sprechen kann, und bei der anderen (Planorbis multiformis) scheint es sich wesentlich um eine durch warme Quellen angeregte außergewöhnlich starke und bestimmt gerichtete Variabilität zu handeln, die nicht zur Entstehung dauernder neuer Arten oder gar Gattungen geführt hat.

Erwähnenswert ist schließlich, daß man so eigenartige, von der Norm abweichende Formen, wie bei den Armfüßern und Muscheln, unter den fossilen Schnecken nicht gefunden hat, wenn auch während des jüngeren Mesozoikums verschiedene außerordentlich dickschalige mit verengtem Innenraume, offenbar dem Leben in stark bewegtem Meerwasser angepaßte, gelebt haben. Die von der Norm abweichendsten Schnecken, die planktonischen, leben ja, wie erwähnt, heute noch. Die häufig bei ihnen und auch bei vielen Landschnecken offenbar eingetretene Rückbildung der Schalen ließ sich aber leider bisher noch nicht in fossilen, zeitlichen Reihen verfolgen.

Abb. 158. † Orthoceras aptum Hall (Nautiloidea), Mitteldevon, Nordamerika. Steinkern des Gehäuses, 1 : 5; a Schalenreste, b Steinkerne der Luftkammern, c der Wohnkammer.

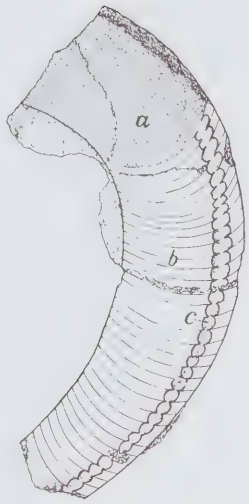


Abb. 159. † Cyrtoceras Baylyi Barrande (1866) (Nautiloidea), Obersilur, Lochkov, Böhmen. Schale längs geschnitten, 1:2. a mit Gestein erfüllte Wohnkammer, b mit Kalkspat erfüllte Luftkammern, c Perlschnursipho.

Abb. 160. † Pleuronautilus superbus Mojsisovics (Nautiloidea), mittlere Trias bei Aussee, Salzkammergut. Schale mit weit durchbrochenem Nabel, 1 : 2.

Abb. 162. † Anarcestes plebejus Barrande († Goniatitidea), Mitteldevon, Böhmen.
Schale teilweise erhalten.

Abb. 161. Nautilus † inornatus d'Orbigny (Nautiloidea), unterer Jura, Frankreich.
Engnabelige Schale, 1:2, teilweise weggebrochen, so daß man auf dem Steinkerne die geschwungenen Suturen sieht.

Abb. 163. † Ceratites compressus E. Philippi († Ammonoidea), mittlere Trias (Muschelkalk), Altenburg, Thüringen.
Steinkern mit einfacher Sutur, 2 : 3.

Abb. 164. † Phylloceras occultum Mojsisovics (1879) († Ammonoidea), obere Trias, Sandling bei Hallstadt, Salzkammergut.
Schale weitnabelig, Sutur hinter der Wohnkammer sichtbar,
Loben und Sättel lappig gezackt.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Die lebenden Vertreter der höchststehenden Weichtiere, die rein marinen Kopffüßer (Cephalopoda) haben zwar nur zum geringeren Teile fossil erhaltungsfähige Schalen oder Schalenreste (Rückenschulpe), aber fossil findet man wohl beschalte Angehörige in ganz außerordentlicher Häufigkeit. Da diese Nautiloidea, † Ammoniten und † Belemniten zu den wichtigsten Fossilien gehören, und bei ersteren beiden gerade Steinkerne besonders bezeichnende Merkmale aufweisen, sind sie sehr vielfältig und genau untersucht worden. Daher kommt es, daß wir hier ein ungewöhnlich vollständiges Bild ihrer einstigen Verbreitung besitzen, und daß ihre Stammesgeschichte besonders vielseitig behandelt ist und deshalb klarer vor uns liegt als die fast aller wirbellosen Tiere. Sie verdienen also eine genauere Darstellung. Insofern liegen allerdings ihre Anfänge wie so ziemlich bei sämtlichen Tierklassen noch im Dunkel, als schon im Untersilur sehr verschiedene Gehäuse: stabförmige, gebogene und spiral gewundene, gefunden sind, im ganzen Kambrium aber nur in der ältesten Stufe winzige Steinkerne der stabförmigen † Volborthella; aber gerade die altpaläozoischen Formen geben doch ziemlich eindeutige Hinweise auf die Entwicklung im großen.

Die ältesten Kopffüßer schließen sich nämlich alle der heutigen Gattung Nautilus an, die, in ihren Weichteilen primitiver als die anderen lebenden, eine äußere Kalkschale besitzt, in der durch einfache Kalkscheidewände (Septen) getrennte und nur von einem dünnen Strang (Sipho) zentral durchzogene Luftkammern von einer großen Wohnkammer zu unterscheiden sind. Leider ist weder die Ontogenie noch die Physiologie dieses Tieres, das grundlegende Bedeutung für sehr umfangreiche Gruppen der Vergangenheit besitzt, einigermaßen bekannt, wodurch Analogieschlüsse auf die fossilen Verwandten sehr erschwert werden.

Allem Anschein nach sind aber Nautiloidea mit geradem, gekammertem Gehäuse (Abb. 158) die primitivsten, denn sie herrschten zuerst, um bis zur Triaszeit allmählich zu erlöschen. Gerade im Silur sind dann gestaltliche Übergangsformen von den geraden über gekrümmte (Abb. 159), bis zu weitnabelig in einer Ebene spiralen Formen (Abb. 160), vorhanden und machen so deren Abstammung wahrscheinlich. Die weitere Entwicklung der Nautiloidea lief im wesentlichen darauf hinaus, daß über engnabelige so stark eingerollte Formen wie bei dem heutigen Nautilus entstanden, bei welchen die letzten Schalenumgänge die vorher gebildeten fast ganz oder völlig umhüllen (Abb. 161). Diese Entwicklung führte also zu einer Konzentration des Gehäuses, zu einer größeren Festigkeit der Schale und zu einem besseren Schutz der inneren Luftkammern. Diese Kammern, deren Luft ungefähr das Gewicht von Schale und Weichkörper des Tieres aufwiegt, scheinen als ein hydrostatischer Apparat äußerst wichtig zu sein, wenn er auch gegenüber einem solchen, wie ihn die elastische Schwimmblase der höheren Fische darstellt, infolge seiner im Gasdruck gewiß nicht rasch veränderlichen Starrheit recht unvollkommen erscheint.

Nautilus, vom unteren Jura an bekannt (Abb. 161) und noch im Alttertiär weit verbreitet, jetzt aber als hauptsächlich schwimmender Bodenbewohner auf das Stillwasser des indopazifischen Ozeans beschränkt, ist also eine typische Reliktenform, ein langlebiges Überbleibsel einer einst blühenden und dann allmählich an Formen verarmten und in ihrer Verbreitung eingeschränkten Ordnung. Bemerkens-

wert ist, daß von ihr gerade die einfach gebauten Formen mit unkomplizierter Mündung, dünnem Siphо und mit geringer oder gar keiner Schalenskulptur geologisch sehr langlebig sind, während die kompliziertesten kurzlebig und vor allem auf die Blütezeit der Gruppe, das Silur, beschränkt sind, in der auch Riesenformen und in der Mündung, Schalenwindung usw. aberrante Formen lebten.

Zur Zeit des jüngeren Altpaläozoikums sind aus Nautiloidea die † Ammonoidea hervorgegangen, anscheinend aus in einer Ebene spiralen Formen, da ihre ältesten Vertreter im Unterdevon nur derartige Gehäuse besitzen (Abb. 162), während man erst aus dem Oberdevon als eine Ausnahme eine allerdings sehr primitive, gerade gestreckte Form kennt.

Auch bei dieser ausgestorbenen formenreichen Gruppe ist mit bemerkenswerter Konstanz ein Siphо vorhanden, nur ist er stets dünn, einfach und im Gegensatz zur Norm der Nautiloidea randständig gelegen und zwar, abgesehen von mehreren oberdevonischen Formen, immer an der Außen (=Ventral) =Seite des Gehäuses. Diese Konstanz, welche wir auch bei den † Belemnoidea finden, spricht übrigens entschieden gegen die oft geäußerte Ansicht, daß der dünne Siphо nur ein rudimentäres, funktionell bedeutungsloses Organ wäre. Ob er wesentlich zum Gasaustausch der Luftkammern oder zur Ernährung der zuerst gebildeten Gehäuseteile dient, wie vermutet wird, ist leider unbekannt.

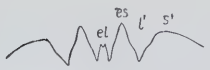


Abb. 165. † Goniatites sp. indet. Unterkarbon, Belgien. Sutur, 2 : 3, el Externlobus, es Externsattel, l' erster Lateral-lobus, s' Lateralsattel.

In der Gesamtform der Gehäuse, der Einfachheit von dessen Anfangskammer, Mündung und Ansatzlinien der Kalksepten an die Schalenwand, der sog. Sutur, sind die devonischen, also ältesten † Ammonoidea noch wesentlich Nautiloideen ähnlich; auch zeigen diese primitivsten Formen, die † Goniatitidea (Abb. 162), die sich bis in die Trias vorfinden, nie eine komplizierte, starke Schalenskulptur und sind niemals groß. Es wird aber bei ihnen die Sutur oft stärker in rück- und vorragende Loben und Sättel geteilt (Abb. 165), als bei irgend einem Nautiliden. Die Bedeutung dieser und weiterer Komplikation der Sutur, also der Septenansätze an die Wand, ist noch sehr strittig; am wahrscheinlichsten dürfte sein, daß sie zur Verfestigung der Gehäusewand beitrug und mit einer Vergrößerung durch Faltung der Rückseite des Eingeweidesackes zusammenhing, von der aus die Gasausscheidung für die neuzubildende letzte Luftkammer ausging.

Weitere † Ammonoidea, die schon zur Oberdevonzeit erschienen, in der Perm- und Triaszeit formenreich wurden und gegen das Ende der letzteren zu ausstarben, lassen sich von verschiedenen † Goniatitidea ableiten und zeigen vor allem in der Zackung, besonders der Loben, eine fortschreitende Komplikation. Während der Triaszeit traten bei ihnen auch stärker verzierte (Abb. 163), und auch sehr stattliche Formen nicht selten auf, daneben auch solche mit stark zerschlitzten, aber unter sich wenig verschiedenen Loben und Sätteln.

Von all den triassischen † Ammoniten, unter welchen sich bemerkenswerterweise auch sogenannte Nebenformen vorfinden, d. h. solche mit nicht in einer Ebene geschlossen spiralen Schale, sondern mit offener oder Schneckenspirale oder mit wesentlich geradem Gehäuse scheint nur eine besonders langlebige Familie, die der

† Phylloceratidae, deren Angehörige (Abb. 164), nie stark verzierte, im Laufe der Zeit immer involuter werdende Spiralschalen mit mäßig differenzierter Sutur besaßen, bis in die Jura- und jüngere Kreidezeit zu überleben. Aus ihr dürfte also die große Formenfülle der während der Jura- und Kreidezeit so häufigen † Ammonoidea hervorgegangen sein.

Die Sutur und Schalenverzierung sowie die Ausgestaltung des Mundrandes erreichte hier die größte Differenzierung, auch kalkige Mündungsdeckel (Aptychen) traten häufig auf und die Hülle des Sipho, der bei den geologisch jüngeren † Ammonoidea in der Jugend intern lag und erst während der Ontogenie auf die Außenseite rückte, verkalkte in der Regel. Merkwürdigerweise traten, bevor die † Ammonoidea am Ende der Kreidezeit ziemlich plötzlich ausstarben, nicht nur Riesenformen von mehr als 2 m Gehäusedurchmesser auf, sondern auch Nebenformen und solche mit ebensowenig komplizierter Sutur wie in der Triaszeit (Abb. 163). Man hat deshalb in diesen Formen eine Art von krankhaften Alterserscheinungen des Ammonitenstammes erblickt; doch ist sehr fraglich, ob man auch in der Stammesgeschichte von Senilität reden darf.

Es ist bei den † Ammonoidea öfter als bei irgendeiner anderen Tierklasse gelungen, durch ununterbrochene Schichtreihen die Fortentwicklung von Form zu Form in der Gestalt der Gehäuse, deren Skulptur und besonders in der Komplikation der Sutur zu verfolgen. Diese, von geringer individueller Variabilität, erfuhr in solchen Formenreihen oft recht beträchtliche Änderungen. Bei diesen Studien hat sich sehr häufig ergeben, daß eine Parallelentwicklung eine sehr große Rolle spielte und daß auch Konvergenzerscheinungen häufig waren. Als sehr wesentlich hat sich dabei die Untersuchung der Schalenontogenie herausgestellt, während der sich die Sutur allmählich kompliziert und sehr oft der Gehäusequerschnitt und die Skulptur sich mehr oder minder stark verändert. Es zeigt sich nämlich, daß sie bedeutungsvolle Hinweise auf die Stammesgeschichte erlaubt, z. B. erschienen neue Eigenschaften oft zuerst an den letzten Schalenwindungen und griffen bei geologisch jüngeren Formen immer weiter auf frühere Umgänge zurück, traten demnach später in größerer Jugend auf.

Wesentlich anders verlief die Stammesgeschichte der heute noch formenreichen Tintenfische (Zweikiemer, Dibranchiata), von der wir wichtige Grundzüge kennen, obwohl ihre stets inneren und oft in Rückbildung begriffenen Schalen sehr selten vollständig erhalten sind. Wenn man auch noch keine Übergänge gefunden hat, muß angenommen werden, daß die ältesten und anscheinend primitivsten, die allerdings noch unvollkommen bekannten † Belemnoidea der Trias aus † Orthoceratidae (Abb. 158, Tafel IX), hervorgegangen sind; denn ihr gerades und stets sehr einfach gekammertes Gehäuse (Phragmokon) glich ihnen fast vollkommen, nur lag der dünne Sipho immer wandständig ventral und die Wohnkammer war bis auf ihre Dorsalwand (Proostrakum-Schulp) rückgebildet. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß die Luftkammern von einer kalkigen sekundären Scheide umhüllt und geschützt waren, die hinten in eine massive Spitze zulief, so daß dieses gewöhnlich allein erhaltene Rostrum zigarrenförmig war, (Abb. 166), und daß alle Skeletteile von einer Mantelhaut umhüllt, innerlich geworden waren, während der Mantel auf der Bauchseite des Tieres wohl muskulös geworden war. Da das Gewicht des

Rostrums durch die Luft der Kammern so ziemlich ausgeglichen wurde, war den Tieren, die nach vereinzelten jurassischen Resten bis zu 10 mit hornigen Haken besetzte Arme und Tintenbeutel besaßen, das wagrechte Schwimmen sehr erleichtert.

Die vom Jura an in der Regel besonders massiv werdenden Rostren derartiger Formen finden sich in großer Mannigfaltigkeit und Häufigkeit bis zum Ende des Mesozoikums und bezeugen so eine Blütezeit der Gruppe, während der im mittleren Jura und in der unteren Kreide auch Riesen von mehreren Metern Gesamtlänge auftraten, wie durch ihre bis einige Fuß langen Rostren bewiesen wird. Während der Eocänzeit starben dann die † Belemnoidea aus, denn man kennt hier nur noch kleine und seltene Rostren weniger Gattungen in beschränkter geographischer Verbreitung.

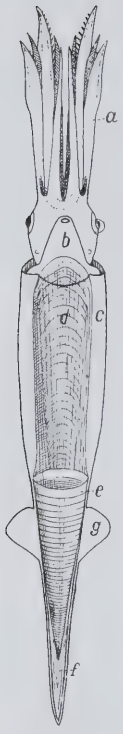


Abb. 166.

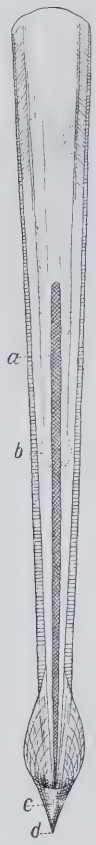


Abb. 167.

Abb. 168.

Abb. 166. † Megateuthis giganteus Schlotheim († Belemnoidea), mittlerer Jura Deutschlands. Schematische, verkleinerte Rekonstruktion der Jugendform von unten. a 10 Arme, davon 3 Paar mit Hakendoppelreihen, b Trichter, c Muskelmantel, d Rückenschulp, e Phragmokon mit Luftkammern und ventralem Siphо, f Rostrum, von Haut umkleidet, g Flossen (ergänzt aus Naef, 1922).

Abb. 167. † Plesioteuthis prisca Rüppel (Teuthoidea), oberster Jura, lithographischer Schiefer, Eichstätt, Mittelfranken. Vollständiger Schulp, etwas ergänzt von unten, 1 : 2. a Mittelrippe, b Ort des Tintenbeutels, c Konus, d rudimentäres Rostrum (aus Naef, 1922).

Abb. 168. † Spirulirostra Bellardii d'Orbigny (Sepioidea), Jungtertiär, Miocän, Turin, Oberitalien. Teilweise ergänzter Längsschnitt durch die Schale. r Rostrum, ph Phragmokon mit Luftkammern, s Siphо.

Neben dieser Stammesreihe lief nun aber die in ihren Anfängen leider völlig unbekannte der Teuthoidea, der kalmarartigen Decapoda, hauptsächlich gut schwimmender Tiere, bei welchen schon im unteren Jura die Schale fast bis auf die Dorsalwand (Prooſtrakum-Schulp) rückgebildet erscheint und zwar Tintenbeutel, aber nie Chitinhaken der Arme fossil, wohl aber bei manchen lebenden gefunden werden. Ihre Entwicklung lief darauf hinaus, daß die letzten Rudimente eines konischen, aber nicht mehr gekammerten Phragmokons (Abb. 167), und die Verkalkung des schmal werdenden Schulpes schwanden. Es blieb so zuletzt nur ein mehr oder minder schmaler chitinöser Schulp, der wie ein elastisches Rückgrat bei vorzüglichen Schwimmern wirken kann.

Eine dritte Reihe, die wahrscheinlich von spätmesozoischen † Belemnoidea ausging, stellen die nur aus dem Känozoikum in nicht häufigen Schalenresten bekannten Sepioidea dar, die stets hakenlosen sepienartigen Decapoda. Bei ihnen ist die gekammerte Schale immer mehr oder weniger ventralwärts gekrümmt und schwand das Prooſtrakum. Bei ihren kleinen, alt- bis mitteltertiären Vertretern (Abb. 168),

war meistens eine feste Scheide (Rostrum), noch in mäßiger Größe ausgebildet; bei den gleichfalls schon aus dem Alttertiär bekannten Sepiidae aber wurde das Rostrum ganz unbedeutend, Kammerung und Sipho undeutlich und die gekammerte Schale zu einem dicken, abgeplatteten, kalkigen Rückenschulp umgebildet, der eine Art Rückenpanzer der hauptsächlich am Meeresgrunde schwimmenden Tiere bildet, bei manchen lebenden aber völlig fehlt. Umgekehrt ist bei der heute nur noch in der Tiefsee verbreiteten Spirula zwar auch das Proostrakum und Rostrum rückgebildet, aber die gekammerte Schale mit Sipho gut erhalten geblieben, nur etwas nach vorn gerückt und besonders stark gekrümmt, was jedoch ebenfalls auf einen mehr gedrungenen Gesamtbau der Tiere hinauskommt.

Von den Octopoda endlich wissen wir leider nur, daß sie schon in der oberen Kreide einen völlig schalenlosen und nur ein wenig primitiveren Vertreter hatten, und daß Gehäuse von Argonauta-Weibchen im Jungtertiär bereits sehr weit verbreitet waren. Das Rätsel, welches diese letzteren in der äußeren Form und Skulptur manchen mesozoischen Ammoniten sehr ähnlichen Spiralschalen bieten, ist mangels älterer Fossilfunde und ohne Kenntnis der frühen Stadien der Schalenontogenie nicht zu lösen.

I. Gliederfüßer (Arthropoda).

Der gegenwärtig so überaus mannigfaltige, formenreiche und großenteils in Individuenmengen vertretene Stamm der Gliederfüßer bietet leider für eine Stammesgeschichte auf paläontologischer Grundlage ungünstige Verhältnisse. Es sind nämlich zahllose Angehörige so zart und klein, daß sie nur unter den seltensten Ausnahmebedingungen, wie z. B. in fossilem Harze (eocäner Bernstein) sich genügend gut erhalten können, ferner sind auch bei stattlicheren Formen die systematisch so überaus wichtigen Gliedmaßen (Fühler, Mundgliedmaßen und Beine) ebenfalls fast nur unter besonders günstigen Verhältnissen, z. B. in den oberjurassischen Lithographie-Plattenkalken Frankens, erhaltungsfähig; endlich erweisen sich die Gliederfüßer als auffällig alt, indem schon im Kambrium eine ziemliche Mannigfaltigkeit bezeugt und bereits in späteren Paläozoikum eine Reihe von Formen gefunden ist, die nicht sehr stark von modernen abweichen, wie z. B. Skorpione und geflügelte Insekten. Man kann deshalb nur innerhalb einiger Klassen

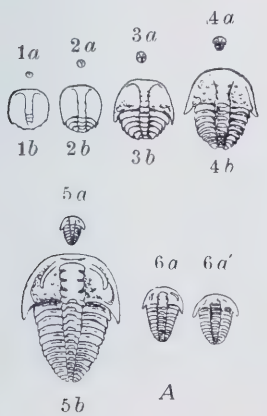


Abb. 169. † Sao hirsuta Barrande († Trilobita), Mittelkambrium, Skrey, Böhmen. Rückenpanzer von oben. A einige ontogenetische Stadien, a in nat. Größe, b vergrößert, 1 erstes (Protaspis) Stadium, 2 zweites, Beginn des Erscheinens freier Rumpfsegmente, 3—5 weitere Stadien, 6 Stadium der schmalen und breiten Form der Art (Geschlechtsunterschied), B ausgewachsene, schmale Form, durch Naht getrennte Seitenteile des Kopfschildes ergänzt, Augen weiß gelassen.

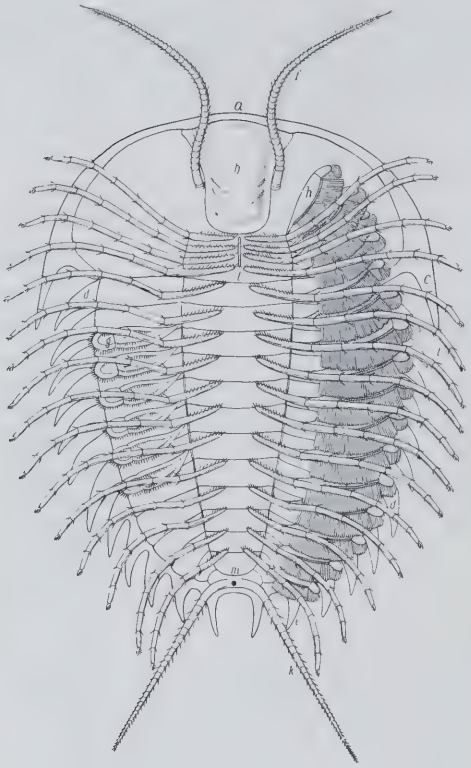


Abb. 170. † Neolenus serratus Rominger († Trilobita), Mittelkambrium, Mt. Stephen, Kanada. Schematische Rekonstruktion von unten, etwa 2:1. a Rand des Kopfschildes, b ventrale, präorale Platte (Hypostom), c Hintereck des Kopfschildes, d spitze Seitenenden der Rumpfsegmente des Rückenpanzers, e Randspitzen des Schwanzschildes, f gegliederte Antenne, g oberer Anhang (Epipodit) der Spaltfüße durch Weglassen der Außenäste sichtbar in nicht natürlicher Stellung, nur an einigen Füßen gezeichnet, h borstenbesetzter äußerer Spaltfußast (Exopodit, Kiemen- und Schwimmfuß), i innerer Ast (Entopodit, Gehfuß), k Cerci, l Mund, m After (abgeändert aus Walcott, 1921).

und Ordnungen von Anfängen stammesgeschichtlicher Erkenntnis sprechen und einige allgemeine Gesetzmäßigkeiten mehr oder minder sicher festzustellen versuchen.

Schon im Kambrium und Untersilur herrschten in großer Formenmannigfaltigkeit und Häufigkeit marine niedere Krebse (Crustacea), die † Trilobita, die dann allmählich bis zum Ende des Paläozoikums ausstarben, so daß man sie als älteste und ursprünglichste Gliederfüßer ansehen könnte. Vor allem in der einfachen Ontogenie ihres dreiteiligen Rückenpanzers (Kopf, Rumpf und Schwanz, Abb. 169), in der äußerst wechselnden und gerade bei kambrischen Gattungen manchmal sehr hohen Zahl freier Rumpfsegmente, im Mangel jeder Spur eines einheitlichen Kopfbrustpanzers und im Besitz sehr gleichartiger Spaltfüße, die offenbar zum Kriechen und Schwimmen dienten, an fast allen Segmenten waren sie in der Tat sehr primitiv (Abb. 170). Aber es waren stets schon mindestens fünf Segmente zu dem Kopfschilde verschmolzen, an welchem fast immer eigenartige Nähte seitliche Teile abgrenzten, auf denen statt Einzelaugen Facettenaugen vorhanden waren, ebenso eine sehr wechselnde Anzahl zu einem Schwanzschilde, wenn auch an Kopf- und Schwanzschild Segmentgrenzen häufig noch sehr deutlich sind (Abb. 169 B). Ferner ist im Gegensatze zu fast allen Krebsen nur ein Paar Fühler statt zwei nachgewiesen und sollen neue Segmente bei den Wachstumshäutungen sich an der Grenze von Rumpf und Schwanz gebildet haben, statt unmittelbar vor dem hintersten Segment. Deshalb, da Übergänge fehlen, da schon aus dem Unter- und Mittelkambrium auch ganz andere niedere Krebse bekannt sind, und da bereits im Unterkambrium stark verschiedene † Trilobita vorkommen, z. B. Gattungen mit sehr vielen (bis über 25) freien Rumpfsegmenten und winzigem Schwanzschild und mit nur zwei bis drei Rumpfsegmenten und ungewöhnlich großem Schwanzschild, kann man weder andere Gliederfüßer mit einiger Wahrscheinlichkeit von ihnen ableiten noch ihre eigene Stammesgeschichte genügend klären.

Besondere Beachtung verdienen aber doch einige Befunde: Die in ihrem Rückenpanzer den Asseln gleichenden † Trilobiten konnten sich wie diese zum Schutze einrollen, aber die kambrischen noch nicht in so vollkommener Weise wie die späteren; während des Kambriums lebten häufiger als später blinde Formen, die man meistens für Schlammwühler, aber auch für Tiefseebewohner erklärt, erst danach auch solche mit aggregierten Augen, d. h. mit dichtgedrängten, aber nicht zu einem Facettenauge vereinigten Einzelaugen; ferner hat man die größten, bis drei Fuß langen und überdies durch den Besitz oberer Panzerstacheln besonders spezialisierten Formen im Untersilur, also zur Blütezeit der Ordnung gefunden, während die nach dem Devon noch überlebenden wenigen letzten Formen in keiner Weise besonders spezialisiert erscheinen.

Von den anderen niederen Krebsen (Entomostraca), die zwar in wechselnder aber nie eine solche Höhe erreichender Segmentzahl und im Besitz von Spaltfüßen, den † Trilobita gleichen, sonst jedoch, z. B. in der Ontogenie, mehr oder minder stark abweichen, sind ganze Gruppen leider fossil ganz oder fast völlig unbekannt, da es sich um zu zarte und kleine Tierchen handelt. Doch sind von den äußerst verschieden gestalteten, jetzt meistens im Süßwasser lebenden Kiemenfüßern (Branchiopoda), Angehörige, wenn auch mit sehr großen zeitlichen und räumlichen Lücken schon vom Paläozoikum an bekannt, dem bekannten Kieferfuß (Apus) ähnliche, sogar bereits aus marinem Unter- und Mittelkambrium (Abb. 171), und die wie bei Muscheln zweiklappigen Estheria-Schälchen schon seit dem Devon. Ebenso kennt man die gleichfalls zweiklappigen Schälchen der hauptsächlich marinen Muschelkrebse (Ostracoda) schon vom Unterkambrium an in oft großer Häufigkeit und Formenmenge und gerade die größten, bis über 2 cm langen aus dem Silur. Dagegen wird wohl mit Recht bestritten, daß den oft mit zahlreichen Kalkplatten gepanzerten, festsitzenden Rankenfüßern (Cirripedia) ähnliche devonische und silurische Reste zuzurechnen sind, und ist anzunehmen, daß in dieser höchst eigenartig spezialisierten Ordnung erst während des Mesozoikums aus gestielten, den Entenmuscheln (Lepadidae) verwandten Formen, die erst während des Känozoikums häufig werdenden ungestielten Seeeicheln (Balanidae usw.) hervorgegangen sind. Jedenfalls ist aber mit obigem eine starke Differenzierung niederer Krebse bereits zur Zeit des Altpaläozoikums erwiesen.

Abb. 171.

Ja noch mehr! Auch Übergangsformen zu höheren Krebsen (Malacostraca), welche im Gegensatze zu den niederen stets eine feste Zahl von nur fünf Kopf-, acht Rumpf- und sieben Schwanzsegmenten aufweisen, sind schon vom Mittelkambrium an bezeugt.

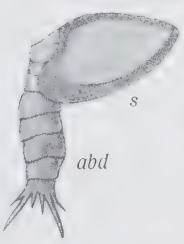


Abb. 172.

Abb. 171. † Waptia fieldensis Walcott (1912) (Branchiopoda), Mittelkambrium, Mt. Stephen. Kanada. Oberseite, 1,5 : 1. Ein Paar Antennen und Augen, Cephalothorax, gegliederter Körper, mit Rumpfspaltfüßen und gegabeltes Schwanzende erhalten.

Abb. 172. † Hymenocaris vermicauda Salter († Archaeostraca), Oberkambrium, Wales. abd Abdomen mit 8 Segmenten und 3 Paar Schwanzstacheln, s etwas verdrückte Schale, 1 : 1.

Abb. 173. †Gasocaris Krejcii Fritsch (Syncarida), Oberkarbon, Steinkohlenschichten, Nürschan, Böhmen. Unterseite, 2 : 1. 2 Paar Antennen, einfache Füße und Schwanzfächer gut sichtbar.

Es sind vermutliche Verwandte der jetzt im Schlamm seichter Meeresteile wühlenden, kleinen Nebaliidae, der wenigen Vertreter der Ordnung Leptostraca. Sie waren oft erheblich größer als diese, ihr einfacher oder zweiklappiger Kopfbrustpanzer war in der Regel verkalkt und ihr Schwanz zeigte eine noch etwas wechselnde Segmentzahl (Abb. 172). Der Formenreichtum der Gruppe nahm bis zum Ende des Paläozoikums sehr ab und dann klafft eine ungeheure Wissenslücke bis zur Gegenwart, so daß natürlich das häufig bestätigte Gesetz der allmählichen Verringerung und zugleich Festlegung der Zahl von Organen oder Organteilen hier noch nicht einwandfrei bewiesen erscheint.

Im jüngeren Paläozoikum findet man aber auch schon typische Vertreter verschiedener Gruppen höherer Krebse. Stammesgeschichtlich am interessantesten sind davon Verwandte der Syncarida, ganz weniger, sehr kleiner, jetzt fast nur im Süßwasser Tasmaniens, Australiens und in einigen Brunnen Mitteleuropas gefundener, sehr vollkommen gegliederter Krebschen. Es waren verschiedene Gattungen, die in Süßwasserablagerungen des jüngeren Paläozoikums von Europa und Nordamerika nachgewiesen sind (Abb. 173), womit ein größerer Formenreichtum und eine weitere Verbreitung von Krebsen bezeugt ist, die heute schon durch ihre geographische Verbreitung als Relikten charakterisiert sind, und die im Mangel eines Kopfbrustpanzers, und z. T. im Besitz von Spaltfüßen sehr primitiv sind und in manchem, z. B. in bald gestielten, bald sitzenden Augen zwischen verschiedenen Gruppen höherer Krebse vermitteln.

Dagegen weiß man von fossilen Flohkrebsen (Amphipoda) nur äußerst wenig und vor dem Känozoikum nichts Sicheres, und Asseln (Isopoda) sind auch nur in marinen Vertretern kaum weiter als bis in das mittlere Mesozoikum mit Gewißheit zurückzuverfolgen. Allerdings kennt man aus Binnenablagerungen des Paläozoikums vom Devon an asselartige Tierreste, aber von ungewöhnlicher Größe, so daß hier eine Ausnahme des Gesetzes allmählicher Größenzunahme im Laufe der Zeiten vorliegen würde, aber die Gliedmaßen dieser Formen sind nicht genügend bekannt, um ihre Zugehörigkeit sicherzustellen. Dagegen fügt sich die kleine Gruppe der marinen

Heuschreckenkrebse (Stomatopoda) gut in die erwähnte Regel ein, indem ihre seltenen vom Jura an gefundenen, fossilen Angehörigen bis zur Gegenwart immer größer wurden.

Nur die formenreichen und z. T. stattlich werdenden Decapoda sind fossil, wenigstens seit dem Mesozoikum, häufig und gut genug erhalten, um einige stammesgeschichtliche Erkenntnisse zu ermöglichen. Bei ihnen waren in der Trias- und Jurazeit die langschwänzigen Formen besonders reich entfaltet, erst im oberen Jura wurden kurzschwänzige, Krabben, deren Kopfbrustpanzer allerdings bereits vom Perm an ganz vereinzelt gefunden worden sind, häufiger und von der mittleren Kreidezeit an wurden auch sie formenreicher. Dazu kommt, daß unter den langschwänzigen dekapoden Krebsen Riesen (Hummer) erst in der Gegenwart vorkommen, und starke Verschiedenheit der rechten und linken Schere auch während der Jurazeit noch nicht auftrat, daß auch unter den Krabben die vorkretazischen sehr klein waren, und daß sie einer primitiven, jetzt die Tiefsee bewohnenden Gruppe (Dromiacea) anzugehören scheinen, und daß die Riesenformen der Krabben in der heutigen Tiefsee leben. Kleinere und primitivere Formen scheinen demnach die Vorläufer der größeren und spezialisierteren zu sein, und langschwänzige Krebse die der erst im Känozoikum blühenden Krabben, welche in der Konzentration ihres Körpers, in ihrer Gewandtheit und mannigfacher Anpassung an verschiedene Lebensweise entschieden am höchsten unter den Krebsen stehen. Interessant ist dabei, daß im marinen Seichtwasser des mittleren Mesozoikums Formen nicht selten waren, deren wenige lebende Verwandte auf die Tiefsee beschränkt sind, so die eben erwähnten primitiven Krabben und die langschwänzigen Eryonidae (Abb. 174).

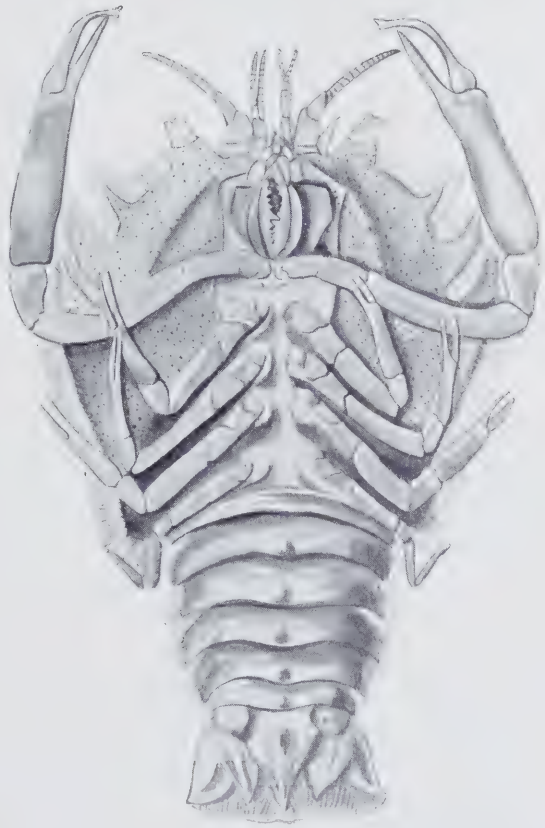


Abb. 174. † Eryon arctiformis Schlotheim (Decapoda macrura), oberster Jura, lithographischer Schiefer, Mittelfranken. Bauchseite, 2 : 3.

Viel wichtigere Aufschlüsse als bei den Krebsen gibt die Paläontologie über die Stammesgeschichte der sehr kleinen, aber hochinteressanten Klasse der Merostomata, deren einzige lebende Vertreter die Molukkenkrebse (Limulus) sind, und die man vom Mittelkambrium an, also seit den ältesten Zeiten verfolgen kann. Ihre Angehörigen besitzen sämtlich einen kurzen Kopfbrustpanzer

mit sechs Paar Gliedmaßen, dahinter einen fast immer gegliederten Hinterleib mit Kiemenplatten auf der Bauchseite und einen manchmal zu einer Platte verbreiterten Schwanzstachel (Abb. 175). Die ältesten, mit gestrecktem, bis zwölfgliedrigem Hinterleib finden sich nur in marinen Schichten, aber vielleicht nur aus dem Süßwasser in sie eingeschwemmt, die jungpaläozoischen aber in Süßwasserablagerungen. Zur Obersilurzeit war entschieden der Höhepunkt der Klasse in Formenreichtum, Häufigkeit und Körpergröße; manche Angehörige der Gruppe der Riesenkrebse († Gigantostraca, Abb. 175) erreichten damals

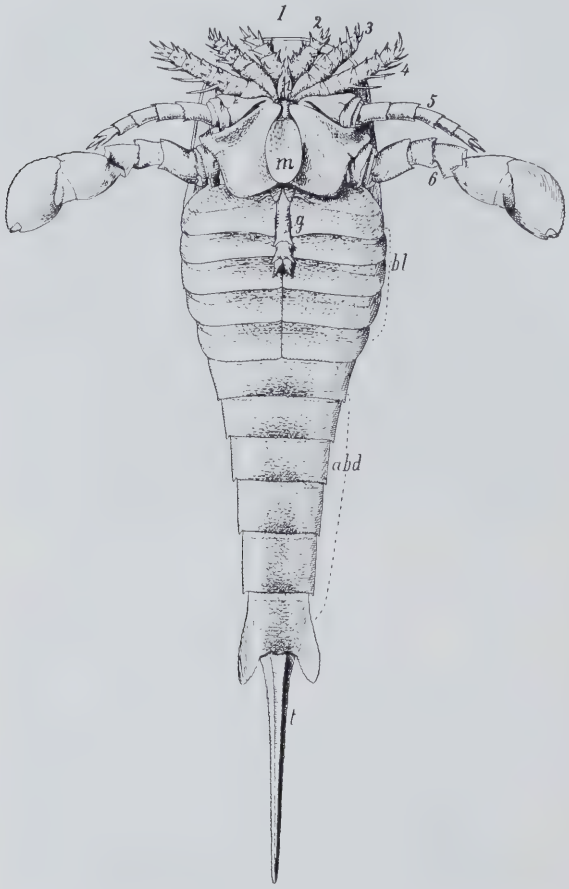


Abb. 175. † Eurypterus Fischeri Eichwald († Gigantostraca), Obersilur, Insel Ösel, Estland. Rekonstruktion der Ventralseite eines Weibchens, 2 : 1. abd geschlossene, hintere Abdominalsegmente, bl 5 Paar Kiemenplatten der 6 vorderen Abdominalsegmente, g Geschlechtsorgan, m Metastoma, t Schwanzstachel, 1 Scherenpaar vor dem Mund, 2—5 Gehfüße, 6 Grabfuß unter dem Cephalothorax.

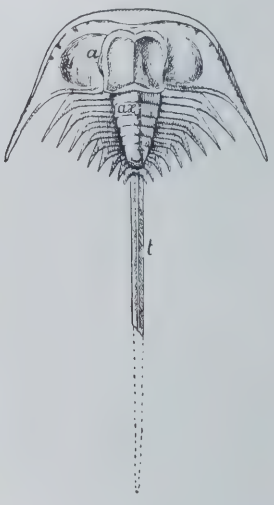


Abb. 176. † Bellinurus reginae Bayly (Xiphosura), Oberkarbon, Steinkohlenschichten, Irland. Rückenseite, 2,5 : 1. a Facettenauge auf dem Cephalothorax, ax gewölbter Mittelteil der freien Abdominalsegmente, t Schwanzstachel.

über 2 m Länge. Während diese stattlicheren Formen jedoch bis gegen das Ende des Paläozoikums hin in kleineren Vertretern allmählich ausstarben, finden sich daneben verwandte, nur wenige Zentimeter lange Schwertschwänze (Xiphosura), bei welchen zwar der Schwanzstachel lang war, der Hinterleib aber zur Verkürzung neigte und nur aus 7—10, im Jungpaläozoikum verschmelzenden Segmenten bestand (Abb. 176).

Damit ist ein zeitlicher und gestaltlicher Übergang zum Molukkenkrebs (Limulus, Abb. 177), vorhanden, der von der Trias an allein als Relikt die Klasse vertritt und

bei dem der kurze Hinterleib nur im Larvenstadium noch deutlich gegliedert ist. Bei seinen sehr seltenen fossilen Resten läßt sich ein allmähliches Größerwerden von wenigen Zentimeter langen Arten bis zu den lebenden, welche bis einige Fuß lang werden, feststellen; auch ist bemerkenswert, daß die fossilen ebenso wie die jungpaläozoischen Merostomata meistens im Süßwasser gelebt haben und in Europa und Vorderasien gefunden wurden. Der Molukkenkrebs der Gegenwart nämlich bewohnt das marine Küstengewässer wie übrigens auch der des obersten Jura (Abb. 177), und kommt nur in ganz wenigen Arten in sehr weit getrennten Gebieten, einerseits in Südostasien, andererseits bei den Antillen vor, also in diskontinuierlicher geographischer Verbreitung, wobei die fossilen die räumliche Lücke so ziemlich ausfüllen.

Abb. 177.

Damit ist das Interesse an ihm aber noch nicht erschöpft, denn wenn er auch in vielem entsprechend seiner Lebensweise bodenbewohnenden Krebsen gleicht, zeigt eine genaue Untersuchung seiner Anatomie und Ontogenie

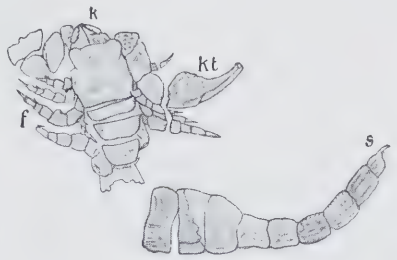


Abb. 178.

Abb. 177. Limulus † Walchi Desmarest (Xiphosura), mariner oberster Jura, Lithographieschiefer, Solnhofen, Mittelfranken. Oberseite, 1 : 2. Cephalothorax in der Mitte eingedrückt, dahinter Schwanzschild und Stachel mit Spuren des Stachels und der Füße, die das Tier vor dem Verenden in dem weichen Schlamm hinterlassen hat.

Abb. 178. † Palaeophonus uncius Thorell u. Lindström, marines Obersilur, Wisby auf Gotland. Rückenseite, plattgedrückt und auseinandergerissen. f Gehfüße spitz endend, k Schere des Kieferfühlers, kt des Kiefertasters, s Giftstachel am Ende des schlanken Postabdomens.

doch sehr viel mehr Beziehungen zu spinnenartigen Tieren (Arachnoidea). Nun sind uns leider solche äußerst selten und lückenhaft fossil überliefert, fast nur aus dem Oberkarbon und dem wahrscheinlich obereocänen Bernstein in etwas größerer Anzahl und aus dem ganzen Mesozoikum fast gar nicht, so daß von einer Stammesgeschichte nicht entfernt die Rede sein kann. Aber höchst beachtenswerterweise sind gerade die niedersten, die Skorpione, in ihren Scheren und dem langen gegliederten Hinterleib mit Giftstachel am Ende am meisten primitiven Merostomata († Gigantostraca) ähnlich und schon im Obersilur vertreten (Abb. 178). Ob diese ältesten,

ganz vereinzelt in marinen Küstenablagerungen gefundenen Arachnoidea schon mit Tracheenlungen geatmet haben, wie offenbar die vom Karbon an vorkommenden, ist unsicher; sie wären in diesem Falle die ältesten bekannten Luftatmer. Es ist in neuerer Zeit sogar wahrscheinlich gemacht worden, daß die Merostomata von solchen skorpionartigen Landbewohnern stammen und ebenso wie die obersilurischen Skorpione in die marinen Küstengewässer eingewandert sind. Da wir, wie auf S. 248 erwähnt, leider keine altpaläozoischen, fossilführenden Binnenablagerungen kennen, läßt sich dies aber nicht durch Fossilfunde beweisen. Gewiß ist jedoch, daß es sich gerade bei den Skorpionen um sehr konstante Formen handelt, denn schon die karbonischen weichen nicht wesentlich von heutigen ab. Diese auffällige Langlebigkeit scheint im Sinne einer großen stammesgeschichtlichen Bedeutung dieser Formen gedeutet zu werden können, denn es handelt sich bei ihnen zwar um verhältnismäßig primitive Arachnoidea, aber doch um sehr hoch organisierte Tiere. Im übrigen ist von der Klasse nur noch erwähnenswert, daß vor dem Alttertiär keine Formen mit verschmolzenen Hinterleibssegmenten, keine sicheren Weberspinnen (Araneae), gefunden sind.

Ist so hier durch Fossilfunde wenigstens ein Hinweis auf den Anschluß an geologisch ältere und primitivere Tiere gegeben, so fehlt ein solcher bei den Tracheenatmern völlig. Begreiflicherweise! Denn Protracheata, Verwandte des Peripatus, sind fossil überhaupt nicht, Tausendfüßer (Myriapoda) so selten und lückenhaft wie die Arachnoidea und wie sie bis in das Obersilur zurück erhalten, und die primär flügellosen, winzigen, primitivsten Insekten nur im obereocänem Bernstein.

Anders steht es glücklicherweise mit den primär geflügelten Insekten, der Unterklasse der Pterygogenea. Allerdings sind uns gewöhnlich nur die Flügel und diese bloß in besonders feinkörnigen Schichten, also nur örtlich und selten überliefert, aus dem Oberkarbon, wo die ältesten gefunden sind, schon in ziemlicher Mannigfaltigkeit und aus ganzen Perioden, wie vor allem aus der Kreidezeit fast noch gar keine. Aber die zeitliche Reihenfolge, in welcher die Flügelformen mit ihrem sehr bezeichnenden Geäder auftreten, und manche andere gestaltliche Merkmale der fossilen Reste lassen doch schon den Gang der Entwicklung in großen Zügen erschließen.

Im Oberkarbon nämlich waren zwar offenbar die geflügelten Insekten nicht nur wesentlich fertig ausgebildet, sondern hatten schon eine gewisse Blütezeit, wie ihre verhältnismäßig große Mannigfaltigkeit und hauptsächlich das Vorkommen zahlreicher ungewöhnlich stattlicher, ja riesiger Tiere bezeugt. Aber es tritt uns hier eine Ordnung von in sehr vieler Beziehung recht primitiven Formen († Palaeodictyoptera) als älteste entgegen (Abb. 179). Sie hatten ganz einfache Fühler, beißende Mundgliedmaßen, gleichartige Lauffüße, zwei Paar dünne, gleichartige und nicht zusammenfaltbare Flügel mit sehr ursprünglichem Geäder und einen langen gegliederten Hinterleib mit zwei Schwanzfäden am Ende.

Schon im Oberkarbon und Perm kamen aber auch Insekten vor, die sich an mehrere, noch lebende Ordnungen anschließen, jedoch beachtenswerterweise nur an solche mit beißenden Mundgliedmaßen und mit unvollkommener Metamorphose, also ohne Puppenstadium, am häufigsten schabenartige (Blattoidea), ferner heuschreckenartige (Saltatoria), Eintagsfliegen (Ephemeroidea), Libellen (Odonata) usw.

Fast alle diese jungpaläozoischen Formen waren aber speziell in ihren Flügeln noch den † Palaeodictyoptera mehr oder minder ähnlich und vermitteln so zu den späteren, typischen Vertretern dieser Ordnungen.

Erst aus dem Perm kennt man ganz vereinzelt primitive, wanzenartige (Hemiptera), mit stechenden Mundgliedmaßen, und erst vom Mesozoikum an Angehörige höherstehender Ordnungen mit voller Metamorphose, Käfer (Coleoptera), Köcherfliegen (Phryganoidea), Netz- und Hautflügler (Neuroptera und Hymenoptera), Zweiflügler (Diptera) und Schmetterlinge (Lepidoptera), bei welchen ja nicht nur

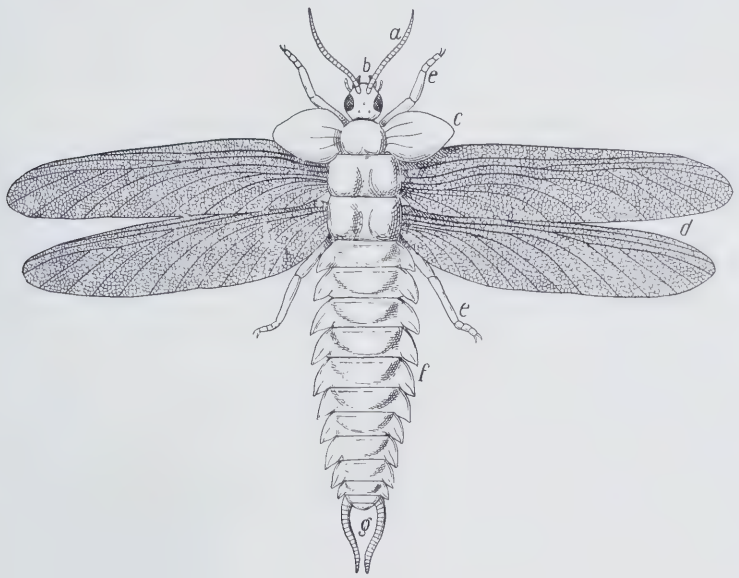


Abb. 179. † Stenodictya lobata Brogniart († Palaeodictyoptera), Oberkarbon, Steinkohlenschichten, Nordfrankreich. Schematische Rekonstruktion von oben, 2 : 3. a einfache Fühler, b beißende Mundgliedmaßen, c flügelartige Verbreiterung des 1. Brustsegmentes, d gleichartige, primitiv geäderte Flügel des 2. und 3. Brustsegmentes, e gleichartige Gehfüße der 3 Brustsegmente, f gestreckter, gegliederter Hinterleib, breit an der Brust ansetzend, g Schwanzfäden am Hinterende (aus Handlirsch, 1911).

das Geäder der Flügel höher entwickelt ist, sondern auch oft deren Form, vor allem in Unterschieden zwischen Vorder- und Hinterflügeln, von Spezialisierungen und Differenzierungen in den Gliedmaßen und im Hinterleib zu schweigen. Vielleicht hängt diese starke Höherentwicklung des Insektenstammes damit zusammen, daß nach dem Perm eine sehr große Florenänderung eingetreten ist, indem statt Gefäßkryptogamen, d. h. Farnen, Bärlapp- und schachtelhalmartigen Pflanzen, Zykadeen und Koniferen herrschten, und die Entstehung einer vollkommenen Metamorphose mit der permischen Eiszeit oder mit den Trockenzeiten während der Perm- und Triasperiode, die ein Ruhestadium (Puppenstadium) für das Überleben von Insekten in ungünstigen Jahreszeiten wichtig machten.

Jedoch auch im älteren und mittleren Mesozoikum finden sich nur primitivere Angehörige rezenter Ordnungen, und erst nach einer bedauerlichen, großen Wissenslücke treten uns erstmals im Alttertiär auch die höchststehenden Insekten entgegen,

staatenbildende (Termiten, Ameisen, Bienen), honigsaugende Schmetterlinge usw. Das hängt wohl wesentlich damit zusammen, daß erst in der Kreidezeit Blütenpflanzen erschienen, denn gerade die höherstehenden Insekten sind von diesen in stärkstem Maße abhängig und bekanntlich dem Leben von und auf ihnen in oft wunderbarer Weise angepaßt. So stimmt das allerdings noch Wenige und äußerst Lückenhafte, was wir über die fossilen Insekten wissen, im wesentlichen mit dem überein, was wir aus der Organisationshöhe der lebenden erschließen und nach dem allgemeinen Entwicklungsgang der Natur erwarten mußten. Im Einzelnen allerdings ist begreiflicherweise eine Verfolgung von Stammreihen auch bei diesen Gliederfüßern noch lange nicht möglich.

K. Wirbeltiere (Vertebrata).

Auch bei dem letzten, großen Tierstamme der Wirbeltiere haben wir dasselbe Bild wie bei allen anderen: Seine Wurzeln sind in Dunkel gehüllt. Denn die Wirbellosen, die man mit ihm in Verbindung bringen könnte, die Eichelwürmer (Enteropneusta) und Salpen (Tunicata) einerseits und die niedersten Wirbeltiere, welche noch keinen Schädel, keine Wirbelsäule, keine paarigen Gliedmaßen usw. besitzen, die Lanzettfischchen (Acrania), andererseits können keine brauchbaren fossilen Reste hinterlassen. Außerdem sind die ältesten Wirbeltierreste, die man kennt, aus dem marinen Untersilur Europas und Nordamerikas nur allzu dürftig. Sie beweisen lediglich, daß es damals schon in weiter Verbreitung Wirbeltiere mit verkalkten Hautskelettgebilden gab; denn es handelt sich um winzige Kegelzähnchen aus einfachem Zahnbein und Schmelz und um skulptierte Panzerstückchen aus Dentin und etwas Knochen, also um schon ziemlich spezialisierte Gebilde. Wahrscheinlich geht demnach die Geschichte des Wirbeltierstammes wie die der anderen, besser bekannten Tierstämme bis in die kambrische Zeit zurück, wo sie sich in dem fast absoluten Dunkel der fossilleeren vorkambrischen Formationen verliert.

Erst von dem Obersilur an kennt man vollständigere und reichlichere Wirbeltierreste. Daß man aber in den doch vielfältig und sorgsam durchsuchten marinen Ablagerungen des älteren Paläozoikums überhaupt äußerst wenig davon gefunden hat, im Devon nur in Binnenablagerungen reichliche Reste und erst vom Unterkarbon an auch in Meeresablagerungen zahlreiche, wird neuerdings so gedeutet, daß die ältesten Wirbeltiere Süßwasserbewohner waren, deren Reste nur gelegentlich in marine Küstenablagerungen eingeschwemmt wurden, und daß erst von der Devonzeit an die Fische das Meer allmählich erobert haben.

Obwohl uns nun überdies die Wirbeltiere auch des Obersilurs bis Mitteldevons insofern sehr unvollkommen überliefert sind, als offenbar ihr Innenskelett, also vor allem viele Schädelteile und die Wirbelsäule, noch nicht verkalkt (verknöchert) war, so daß fast nur Formen mit stark verkalktem Hautskelett gefunden sind, geben uns diese Reste zum Teil überraschend wichtige Aufschlüsse in stammesgeschichtlicher Beziehung.

Ein Teil der auf das Obersilur und Unterdevon beschränkten Formen scheint sich nämlich mit den Rundmäulern (Cyclostomata) in eine Klasse der Taschenkiemer (Marsipobranchia) zusammenbringen zu lassen. Deren wenige, im Meere

lebenden, äußerlich aalähnlichen Vertreter (Neunaugen usw.) sind aber nach den obengenannten Lanzettfischchen entschieden die niedersten heutigen Wirbeltiere. Denn ihr Innenskelett besteht nur aus unverkalktem Knorpel und Bindegewebe, es fehlen Kiefer, Dentinzähne und paarige Gliedmaßen; die Nase ist im Gegensatz zu der aller höheren Wirbeltiere unpaar, außer den Augen ist ein unpaares, augenähnliches Organ (Parietalorgan) oben im Schädeldach vorhanden und die Zahl der runden Öffnungen ihrer Kiementaschen ist meistens sehr groß und schwankend (jederseits 14 bis 6).

Fast all diese Merkmale nun scheinen sich auch bei den in der Gesamtform mehr fischähnlichen † Anaspida und † Cephalaspidomorpha zu finden, nur hatten sie ein mehr oder minder starkes, verkalktes Hautskelett, das gewöhnlich den ganzen

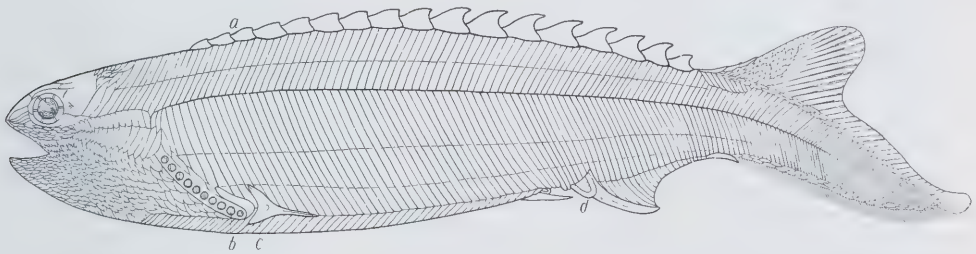


Abb. 180. † Pterolepis nitidus Kiaer (1924) († Anaspida), Obersilur, Rudstangen, Südnorwegen. Rekonstruktion, 4 : 3. a Rückenstachelschuppenreihe, b Kiemenlöcher, c Bruststachel, d After.

Körper bedeckte (Abb. 180), und hauptsächlich aus leisten- oder spindelförmigen Schuppen bestand. Doch besaßen die letzteren ein großes, einheitliches Kopfschild und setzte sich die Wirbelsäule bei ihnen wie sehr oft bei niederen Fischen in den oberen Schwanzlappen fort (heterozerke Schwanzflosse), während sie bei den † Anaspida, wie sonst nie bei Fischen, in den unteren abbog. Vor allem sind aber bei beiden Gruppen doch paarige Gliedmaßen vielleicht insofern angedeutet, als in der Gegend, wo man Brustflossen erwarten müßte, bei den † Anaspida meistens ein Hautskelettstachel seitlich ragte, bei † Cephalaspis aber ein lappenförmiger Anhang beobachtet ist. Dies könnte für die Richtigkeit der Theorie sprechen, daß die paarigen Flossen, ebenso wie die unpaaren, aus einem jederseitigen Hautsaum hervorgegangen sind, der erst sekundär in zwei Teile (Brust- und Bauchflossen) zerfallen ist und gelenkig verbundene Achsenskelettstützen erhalten hat.

Es erscheint also erwiesen, daß im älteren Paläozoikum tatsächlich eine Gruppe von wasserbewohnenden Wirbeltieren gelebt hat, die in den wesentlichsten Merkmalen der Vorstellung entsprechen, welche wir uns von sehr primitiven Vorfahren der Fische und höherer Wirbeltiere machen müssen. Die heutigen Rundmäuler, durch einen enormen zeitlichen Abstand und starke Unterschiede von ihnen getrennt, wären demnach nur Überbleibsel (Relikten) einer einst formenreicheren Klasse, von der wir natürlich Angehörige ohne verkalktes Hautskelett fossil zu finden kaum erwarten können. Von Interesse ist, daß gleichzeitig mit diesen stammesgeschichtlich so wichtigen Formen mehrere Gruppen von Wasser- und wohl vor allem Grundbewohnern gelebt haben, die ihnen in starker Panzerung und im Mangel von Kiefern, Zähnen und normalen paarigen Gliedmaßen glichen, im übrigen aber so abweichen

gebaut sind, daß wir diese † Heterostraci und † Antiarchi noch nicht in das System der Wirbeltiere einreihen können. Immerhin war ein obersilurischer, im Umriß rochenähnlicher Angehöriger der ersteren, † Thelodus, derartig nur mit winzigen Dentinschüppchen gepanzert, daß man hier an eine Verwandtschaft mit haiartigen Fischen (Elasmobranchii), für die solche Plakoidschüppchen sehr bezeichnend sind, denken muß.

Diese Elasmobranchii kommen nun unter den heutigen Wirbeltieren zweifellos als nächsthöhere nach den Rundmäulern und als niederste der so umfangreichen Klasse

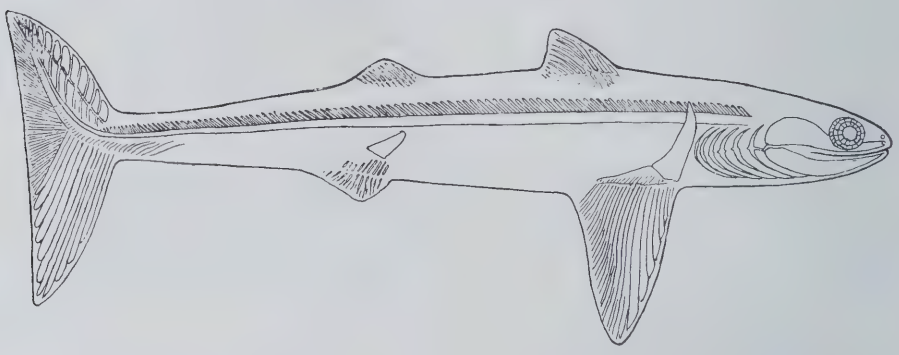


Abb. 181. † Cladoselache Fyleri Newberry († Proselachii), marines Oberdevon, Ohio. Rekonstruktion, 1 : 4 (wenig abgeändert aus A. Smith Woodward, 1921, nach Dean).

der Fische in Betracht. Bei ihnen stoßen wir aber leider auf die allergrößten Lücken in der fossilen Überlieferung der Wirbeltiere. Denn nur die Dentinzähne oder Dentinflossenstacheln finden sich häufig bis in das Karbon zurück, selten im Devon und im Obersilur, aber mit solchen vereinzelten Resten kann man wenig feststellen. Das Hautskelett besteht eben allermeist nur aus den erwähnten, winzigen Plakoidschüppchen, und das Innenskelett bloß aus Bindegewebe und Knorpel, wobei nur der Schädelknorpel manchmal, die Wirbel bei geologisch jüngeren Formen vom Jura an meistens verkalkten und so fossil erhaltungsfähig wurden. Daher findet man vollständige Körper nur sehr selten fossil, die ältesten im marinen Oberdevon Nordamerikas.

Gerade diese aber erlauben doch einige sehr wichtige Feststellungen. Die Gattung † Cladoselache (Abb. 181) nämlich schließt sich zwar in vielen Punkten an Haifische an, z. B. in der Gebißform bemerkenswerterweise an eine der primitivsten Gattungen der heutigen; aber die paarigen Brust- und Bauchflossen waren nur von parallelen Knorpelstrahlen gestützte, lappenartige Anhänge der Körperseite, also Seitenfalten noch ähnlich. Bemerkenswerterweise sind nun überhaupt bei keinem paläozoischen Elasmobranchier normale paarige Flossen nachgewiesen, nämlich solche mit kurzer Basis und fächerförmig davon ausgehenden Strahlen, wie sie vom Mesozoikum an sich finden. Die jungpaläozoischen, hauptsächlich in Süßwasserschichten gefundenen † Ichthyotomi besaßen vielmehr sogenannte Archipterygien, d. h. Flossen mit gegliederter Knorpelachse und vorn oder auch hinten fiederförmig dazu gestellten Strahlen, und die vom Obersilur bis Perm bekannten kleinen † Acanthodii hatten nicht nur ein oder zwei Rückenstacheln, wie sie als Wellenbrecher vor

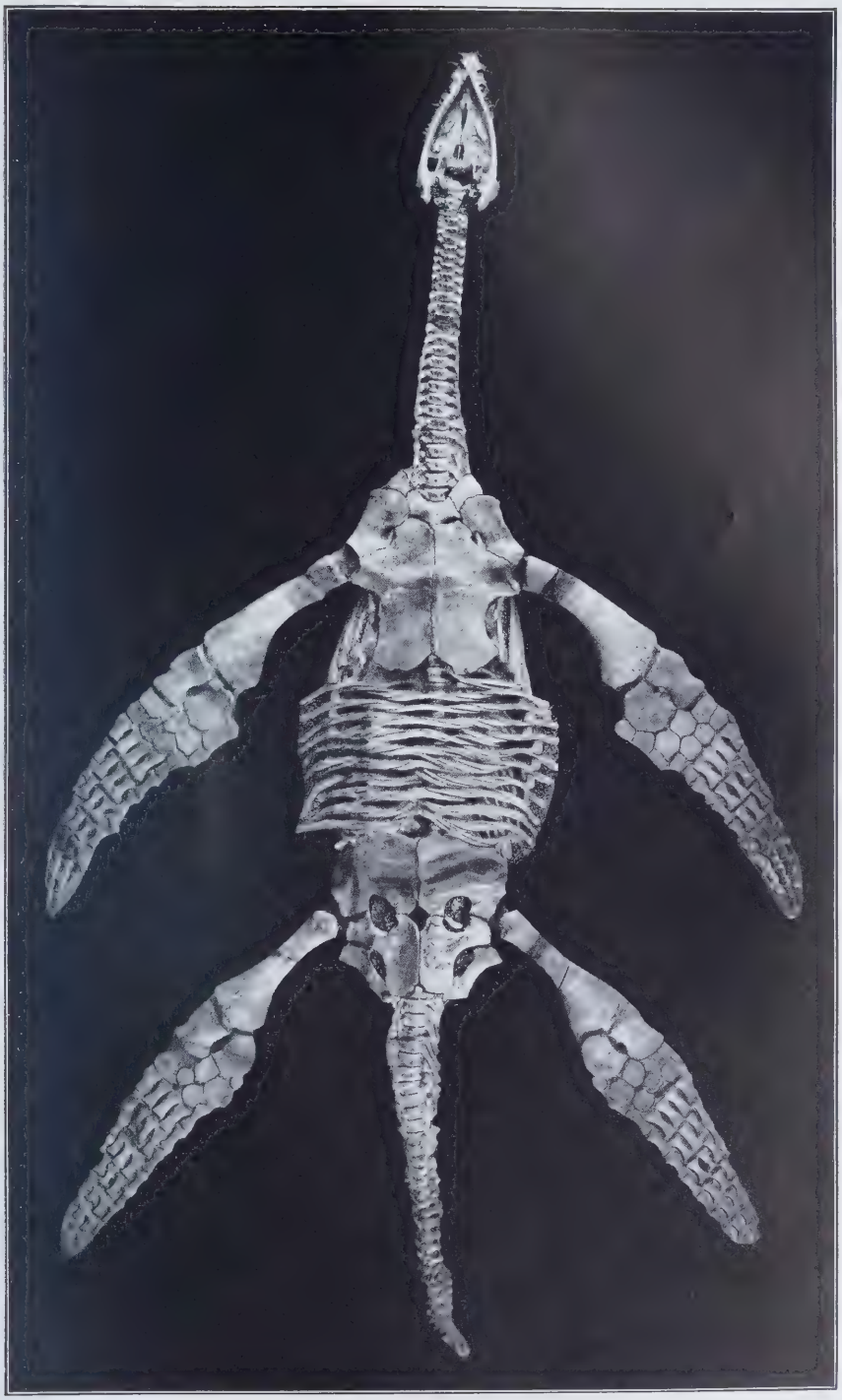


Abb. 192. †Thaumatosaurus victor E. Fraas († Sauropterygia), oberer mariner Lias, Holzmaden, Württemberg.
Skelett, plattgedrückt, von unten, etwa 1 : 17.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

den Rückenflossen von Haifischen ja nicht selten vorkommen, sondern auch an der Körperseite paarige Stacheln, und zwar die geologisch ältesten sogar mehr als zwei Paar (Abb. 182). Dies läßt sich so deuten, daß dahinter Flossenlappen, ähnlich den Rückenflossen, vorhanden waren, also im Sinne der obenerwähnten Seitenfaltentheorie, wobei besonders auffällig ist, daß hier zuerst sogar mehr Flossenpaare vorhanden gewesen wären als die für die Wirbeltiere so bezeichnenden zwei.

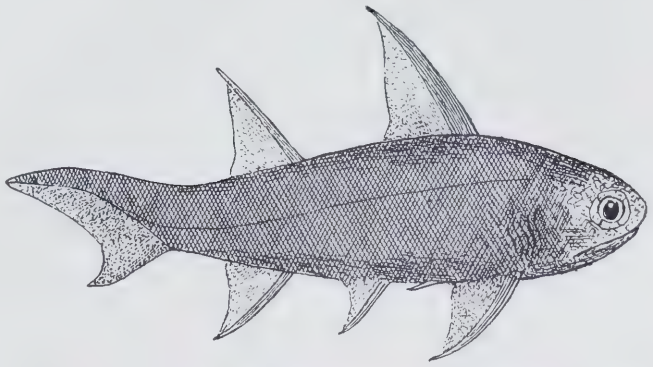


Abb. 182. † Diplacanthus striatus Agassiz († Acanthodii), Unterdevon, Old red-Sandstein, Schottland. Rekonstruktion. Körper mit kleinen Dentinschüppchen gepanzert, alle Flossen bis auf die heterozerke Schwanzflosse mit Dentinstachel.

Wie sich die modernen Elasmobranchii von den paläozoischen ableiten lassen, ist noch unbekannt. Primitive Haifische (Selachii) scheinen, nach Zähnen zu schließen, schon vom Karbon an aufzutreten; aber erst im Jura sind die ältesten gesicherten Rochen (Batoidei) und Seekatzen (Holocephali) nachgewiesen, wenn man auch Fische mit rochenähnlichen Umrissen schon im Paläozoikum gefunden hat. Spezialisierte Formen, wie z. B. Sägehaie und solche Rochen, bei welchen die sehr vergrößerten Brustflossen vor dem Kopfe zusammenstoßen, kennt man sogar erst von der Kreide- bzw. Alttertiärzeit an.

Trotz unserer so lückenhaften Kenntnis läßt sich nach allem doch feststellen, daß im Paläozoikum zuerst in manchem sehr primitive Elasmobranchii auftraten, erst später niedrig organisierte Haifische und zuletzt die spezialisiertesten Formen. Es liegt also auch hier anscheinend eine Höherentwicklung vor.

Aus den oben erörterten Gründen kennt man noch keine Übergangsformen zu der höheren Unterklasse der Fische (Teleostomi), vielmehr treten uns unvermittelt bereits im Unterdevon drei getrennte Ordnungen von solchen entgegen.

Die eine, die der Knorpelganoiden (Chondrostei) ist aber hier bemerkenswerterweise nur sehr dürftig, in einer seltenen Gattung in Binnenablagerungen, vertreten (Abb. 188). Aber schon im Karbon war sie formenreich und im Süßwasser wie im Meere verbreitet und vom Mesozoikum an war sie bereits wieder unbedeutend und wurde ganz formenarm. Heute sind ihre Vertreter, die Störe (Acipenseridae), nur noch in Binnengewässern und Randmeeren der Nordkontinente verbreitet. Alle besitzen, wie der Name besagt, noch wie die Haifische ein nur knorpeliges Innenskelett, einen

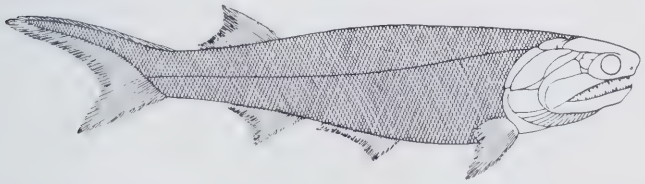


Abb. 183. † Cheirolepis Treilli Agassiz († Heterocerci), Unterdevon, Old red-Sandstein, Schottland. Rekonstruktion, 1 : 9. Körper mit sehr kleinen Ganoidschuppen gepanzert, Schwanz typisch heterozerk.

heterozerken Schwanz, wonach die geologisch älteren und primitiveren † Heterocerci heißen, und fächerförmig gebaute, paarige Flossen. Die paläozoischen waren nie groß, gut mit Kegelzähnen ausgestattet und mit einem starken Hautknochen- und Schuppenskelett, das mit schmelzartigem Ganoin überzogen war. Die Entwicklung lief nun wesentlich auf eine Rückbildung des Hautskelettes, des Gebisses und der Schuppen hinaus, welche schließlich den erst von der obersten Kreide an bekannten, jetzt manchmal sehr stattlichen Stören fast ganz fehlen.

Von den genannten † Heterocerci dürften sich wohl die allermeisten Teleostomi ableiten lassen, aber auch hier fand man noch keine vermittelnden Formen, sondern wieder trat ein vereinzelter Vertreter der nächsthöheren Gruppe, der Flösselhechte (Lepidostei), im Perm auf und schon in der nächsten Formation, der Trias, herrschten sie im Süßwasser und im Meere. Sie wurden dann bereits in der mittleren Kreide rasch formenarm und selten, so daß am Ende dieser Periode nur noch Reste des einen noch lebenden Lepidosteus sich in Süßwasserablagerungen Europas und Nordamerikas finden, vom Mittelmiocän an sogar nur noch in denen des letzteren Gebietes.

Hier bestand die Entwicklung der stets mit starken Hautknochen und rhombischen Ganoidschuppen bekleideten Fische vor allem darin, daß im Mesozoikum die allmähliche Verknöcherung der Wirbelkörper und die Rückbildung des Endes der Wirbelsäule, das in den oberen Lappen der Schwanzflosse reichte, also die Umbildung der primitiven heterozerken Schwanzflosse in die äußerlich gleichlappige (homozerke) zu finden ist.

Von Lepidostei zweigten sich die im Jura und in der unteren Kreide blühenden Schlammfische (Amioidei, Abb. 184) ab, die wie jene schon von der mittleren Kreide an selten wurden. Sie sind vom Alttertiär an bloß in Süßwasserschichten Europas und Nordamerikas in wenigen Arten gefunden worden und vom Mittelmiocän an ebenfalls nur in Nordamerika, wo jetzt nur noch eine Art in beschränktem Gebiete lebt. Bei dieser Gruppe findet man im mittleren Mesozoikum alle Stadien der Verknöcherung des Innenskelettes und speziell der Wirbelkörper, der Umwandlung der nur noch innerlich heterozerken Schwanzflosse in eine homozerke und vor allem einer starken Schwächung des Hautskelettes, hauptsächlich durch Dünnerwerden der Schuppen und Rückbildung von deren Ganoindecke.

Damit sind Übergänge zu den höchststehenden Teleostomi, den Knochenfischen (Teleostei), gegeben, von welchen zuerst im Jura nur kleine, marine Formen auftraten. Sie blühten aber dann rasch auf und herrschten von der mittleren Kreide an vor allen Fischen vor. Bei ihnen ist das Innenskelett gut verknöchert, das Hautskelett schwach und das Ende der Wirbelsäule reicht gar nicht mehr in die gleichlappige Schwanzflosse herein, auch ist das basale Skelett der paarigen Flossen noch mehr rückgebildet als bei den vorgenannten Fischen. Stammesgeschichtlich von Bedeutung ist, daß die ältesten Knochenfische, die den Heringen ähnlichen † Leptolepidae, noch einen Rest der Ganoindeckschicht besaßen, und daß erst vom Tertiär an immer häufiger Formen auftraten, bei welchen auch die Verknöcherung der Schuppen schwindet, so daß diese ganz dünn und elastisch werden.

Da auch sonst die höheren Knochenfische, d. h. solche mit rückgebildetem Schwimmblasengang, mit häufig zu Stacheln verschmolzenen Strahlen der Rückenflossen und

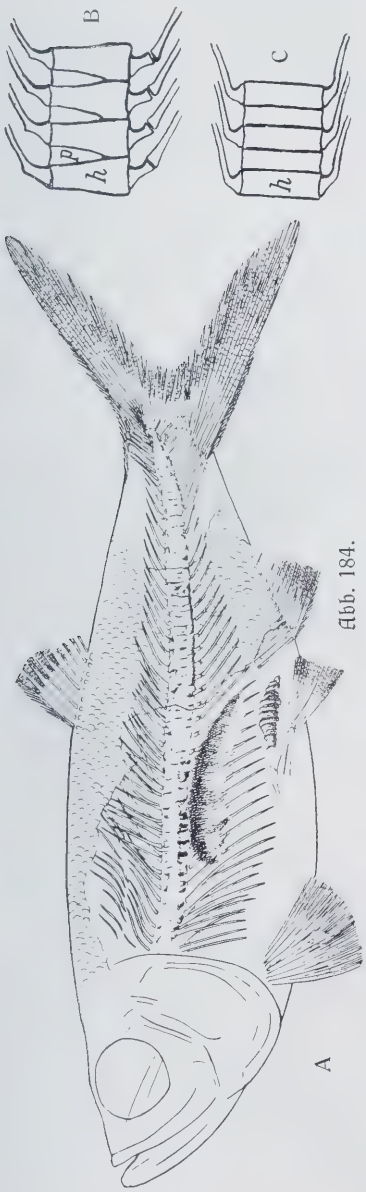


Abb. 184. † Eurycormus speciosus Wagner (Amioidei), oberster Jura, Lithographieschiefer, Eichstätt, Mittelfranken.

A Ganzer Fisch plattgedrückt, z. T. nur Abdruck 1:4. Körper mit dünnen, dachziegelartigen Ganoidschuppen, Abdruck der Schwimmblase, darunter des Darmes mit Spiralfalte sichtbar, Schwanz äußerlich homozerk, aber Ende der Wirbelsäule noch etwas in ihn aufgebogen. B Rumpf-, C Schwanzwirbel eines größeren Tieres, bei B Körper noch aus je einem halbringförmigen Knochenstück h und je 2 keilförmigen p bestehend, bei C aus je 2 ringförmigen.

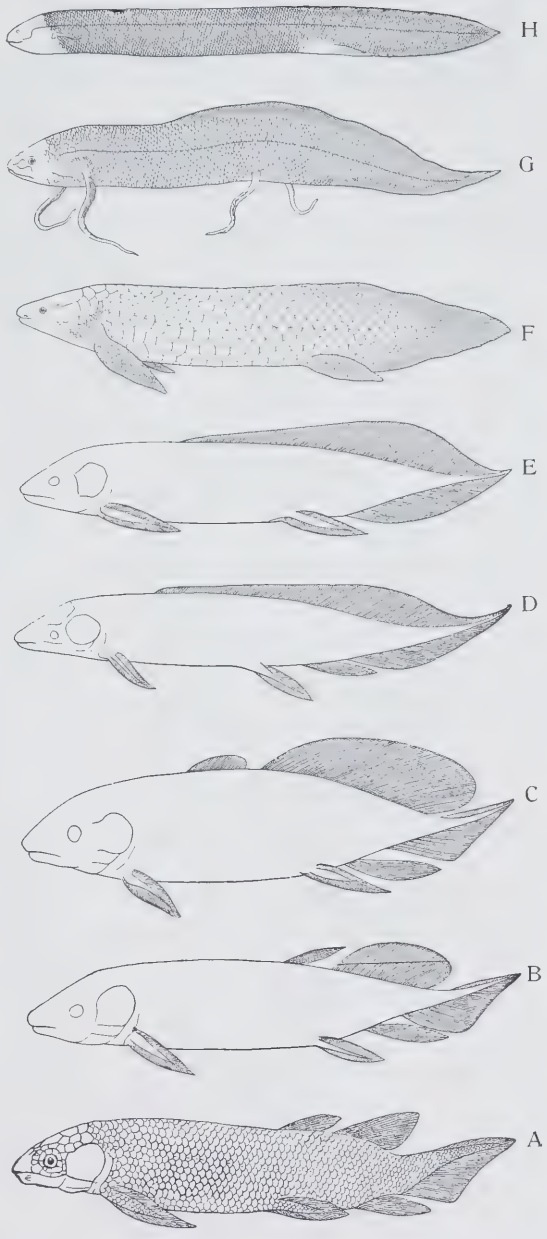


Abb. 185. Entwicklungsstufen der Dipnoi, allmähliche Entstehung der Aalform unter Rückbildung des Hautskelettes.

A † Dipterus Valenciennesi Sedgwich u. Murchison, Unterdevon, Schottland, 1:6. Ganoidschuppenpanzer eingezeichnet. B † Dipterus macropterus Traquair, oberes Unterdevon, Schottland. C † Scaumanacia curta Whiteaves, unteres Oberdevon, Ostkanada. D † Phaneropleuron Andersoni Huxley, oberes Oberdevon, Schottland. E † Uronemus lobatus Agassiz, Unterkarbon, Schottland. F Epiceratodus Forsteri Krefft, lebend in 2 Flüssen Queenslands, fossil sehr ähnlich † Ceratodus, Trias bis Kreide Afrikas usw. G Protopterus annectens Owen, lebend, tropisches Westafrika, fossile Arten seit Alttertiär in Ägypten. H Lepidosiren paradoxa Fitzinger, lebend im mittleren Südamerika.

verschiedenen Spezialisierungen im Gebiß und in der Körperform usw., sowie Riesen erst im Tertiär häufig wurden und nur vereinzelte Vorläufer in der oberen Kreide hatten, so sehen wir auch hier das Gesetz der zunehmenden Spezialisierung und der Höherentwicklung bestätigt. Beachtenswert ist, daß gerade diese höheren Knochenfische jetzt im Meere und auch in der Tiefsee herrschen, während im Süßwasser neben den Relikten der niederen Teleostomi und einigen höheren die niederen Knochenfische, wenn auch sehr mannigfach differenziert, weitaus vorherrschen.

Die Entwicklung der besprochenen Teleostomi ging also wesentlich dahin, daß aus stark gepanzerten, wahrscheinlich grundbewohnenden, trägen Schwimmern, wie es die oft als Ganoiden zusammengefaßten † Heterocerci, Lepidostei und primitiveren Amioidei waren, unter Rückbildung des Endes der Wirbelsäule, der Basalträger der paarigen Flossen und des Hautpanzers und unter Verknöcherung des Innenskelettes viel besser bewegliche Wasserbewohner wurden, die fast nur mit Hilfe des Schwanzes schwimmen. Diese Entwicklung verlief, so weit es sich bei dem heutigen Stande der Kenntnisse beurteilen läßt, insofern auffällig ruckweise, als wesentlich fortgeschrittene Typen unvermittelt in seltenen Vertretern auftauchten, dann sehr rasch herrschend wurden, ziemlich plötzlich aber auch wieder selten. Zuerst verschwanden die niederen Typen im Meere, vereinzelte Vertreter hielten sich aber auch hier noch lange, zuletzt jedoch nur im Süßwasser, vor allem der Nordkontinente, also nicht im Süden, der Zufluchtsstätte vieler aussterbender Tiergruppen. Nur die dem Leben im Wasser, besonders dem Schwimmen am besten angepaßten Knochenfische blühen noch heute, und zwar die niederen im Süßwasser, die höheren im Meere.

Außer den besprochenen, mehr oder weniger formenreichen Ordnungen der Teleostomi gibt es noch zwei kleine, die aber besonderes Interesse verdienen. Ihre Angehörigen zeichnen sich durch den Besitz von schon bei gewissen paläozoischen Haifischen (S. 288) erwähnten Archipterygien statt Fächerflossen aus und dadurch, daß sie nicht nur mit Kiemen atmen, sondern zeitweise Luft mit Hilfe des Darmes oder des Darmanhanges, der Schwimmblase aufnehmen. Beide traten als herrschende Teleostomi verhältnismäßig formenreich schon im Unterdevon auf, also neben den vereinzelten ältesten † Heterocerci. Die einen, die Lurchfische (Dipnoi), waren damals schon Luftatmer, wie der Nachweis der sie auszeichnenden inneren Nasenöffnungen bezeugt, und besaßen schon die eigenartigen, wenigen Zahnplatten, die mit ihren fächerförmig gestellten Kanten zum Zerknacken von Molluskenschalen vorzüglich geeignet sind. Sie hatten zwar normale Fischform, aber wie alle älteren Teleostomi heterozerke Schwänze und ein starkes, mit Ganoin bedecktes Hautskelett (Abb. 185A). Sie waren im Paläozoikum vor allem in Binnengewässern nicht selten, im Mesozoikum fand man aber bisher nur eine Gattung, † Ceratodus, noch bis in die Jurazeit anscheinend universell verbreitet, in der Kreide aber nur noch im Süden, in Afrika und Südamerika, wo auch heute noch je eine Lurchfischgattung lebt (Abb. 185G, H). Der dem † Ceratodus sehr nahestehende Epiceratodus (Abb. 185F) war noch zur Tertiär- und Diluvialzeit in Australien weiter verbreitet, jetzt aber ist er sogar in nur einer Art auf zwei benachbarte Flüsse Queenslands beschränkt. Es liegt hier also ein besonders typisches Beispiel für den Rückgang einer einst blühenden Gruppe mit langem Überleben von Reliktenformen vor,

die sich nur noch im Süden halten und deren geographische Verbreitung und Artenzahl zuletzt auf das Äußerste eingeschränkt wird. Die Lurchfische sind aber auch darin besonders interessant, daß bei ihnen besser als bei irgendeiner anderen Fischgruppe eine in zeitlicher und Formenfolge einigermaßen geschlossene Entwicklungsreihe aufgestellt werden kann (Abb. 185).

Sie erinnern weiterhin in ihrer Lebensweise, in manchen anatomischen Verhältnissen und in der Ontogenie stark an Amphibien, so daß man diese „Lurchfische" vielfach mit ihnen in stammesgeschichtliche Beziehung hat bringen wollen. Schon ihr in der Abb. 185 aufgezeigter, geradliniger Entwicklungsgang und die seit dem Devon konstante, eigenartige Spezialisierung ihres Gebisses verbieten dies aber. Jedoch ist höchst beachtenswert, daß die geologisch ältesten Dipnoi (Abb. 185A), abgesehen vom Gebiß, gleichalterigen, ältesten Quastenflossern (Crossopterygii, Abb. 186) derartig gleichen, daß man ihre Abstammung von solchen vermuten kann.

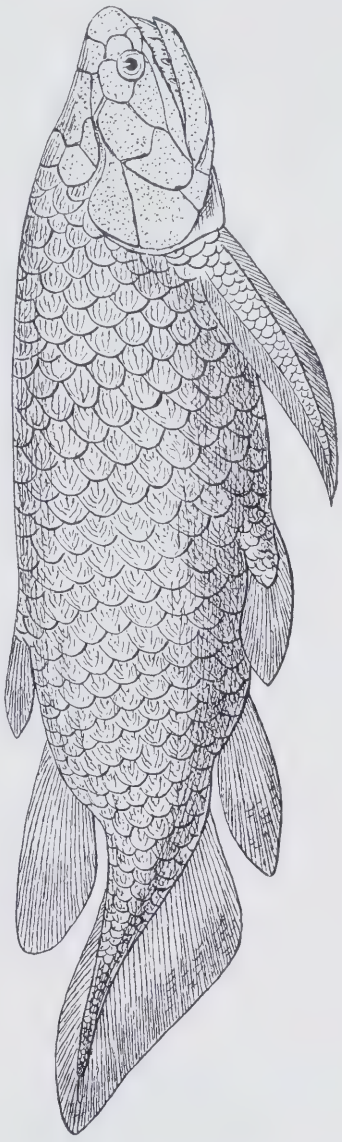


Abb. 186. † Holoptychius Flemingi Agassiz (Crossopterygii), Oberdevon, Old red-Sandstein, Schottland. Rekonstruktion, 1 : 8. Die vielen Kopfknochen und Dachziegelschuppen mit Ganoiddeckschicht, Schwanz heterozerk.

Auch diese hatten nämlich ein starkes, mit Ganoin bedecktes Hautskelett und waren nur während des Paläozoikums formenreich und häufig. Aber sie besitzen einfache, zahlreiche Kegelzähne, allerdings oft mit eigenartiger Radialstruktur des Dentins. Ihre ganz wenigen heutigen Vertreter sind auf Binnengewässer Afrikas beschränkt und erweisen sich als höherstehend in stärkerer Verknöcherung des Innenskelettes und in Spezialisierung besonders der Rückenflossen; von einer Stammesgeschichte ist aber infolge sehr großer Wissenslücken noch keine Rede. Das ganz besondere Interesse, das die Quastenflosser bieten, liegt nun darin, daß die lebenden in der Luftatmung und einigen anatomischen Verhältnissen fast so stark wie die Lurchfische an Amphibien erinnern, daß aber die ältesten vor allem im Bau des aus vielen Hautknochen bestehenden Schädeldaches (Abb. 186) und im Achsenskelett der paarigen Gliedmaßen die Ableitung niederster Vierfüßler (Tetrapoda) von ihnen als möglich erscheinen lassen. Zeitlich erscheint das angängig, denn die älteste Spur von solchen, ein Fußabdruck, fand sich erst im Oberdevon, und gestaltlich stehen gerade die ältesten und niedersten Lurche, die † Stegocephali, ihnen am nächsten;

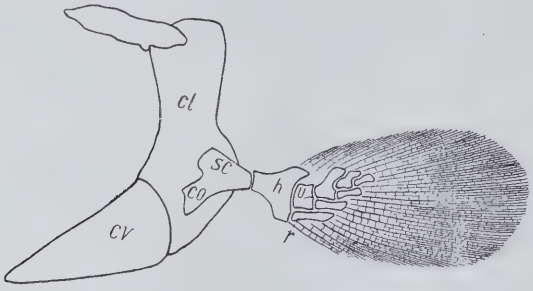


Abb. 187. † Eusthenopteron Foordi Whiteavas (Crossopterygii), Oberdevon, Ostkanada. Rechte Brustflosse und rechter Brustgürtel, von innen 1 : 2. cl Cleithrum, cv Clavicula, co Coracoid, sc Scapula, h dem Humerus (Oberarmknochen), r dem Radius (Speiche), u der Ulna (Elle) wahrscheinlich entsprechendes Stück, weitere Strahlen schon zu reduziert, um Vorderfußknochen davon ableiten zu können (aus Bryant, 1919).

aber Übergangsformen kennt man noch nicht und der Abstand zwischen dem Skelett einer ziemlich primitiven Quastenflosse (Abb. 187) und einem vier- bis fünfzehigen Gehfuß ist trotz mancher Vergleichspunkte noch sehr groß.

Die heutigen Angehörigen der Lurche (Amphibia), die Molche, Salamander, Frösche und Blindwühler, bilden bekanntlich vielfach in ihrer Lebensweise einen Übergang von Wasser- zu Landbewohnern und sind zweifellos die niedersten Vierfüßer, die auch anatomisch noch manches mit Fischen gemeinsam haben, z. B. den Besitz eines stattlichen Hautknochens (Parasphenoid) an der Schädelunterseite und von Kiemenbogen. Leider bieten die meist kleinen und nackten Tiere, deren Innenskelett nur bei den froschartigen stärker verknöchert, recht wenig günstige Bedingungen für Fossilerhaltung, und dem entspricht auch, daß wir sie nur selten fossil finden und nur ganz vereinzelte Reste bis in das mittlere Mesozoikum zurück, und eine langschwänzige Form schon im Perm. Deshalb ist hier an eine Stammesgeschichte nicht zu denken.

Aber in Binnenablagerungen vom Unterkarbon bis zur Trias werden die Dachschädler († Stegocephali) gefunden, die offenbar der Klasse angehören, hat man doch z. B. sogar Reste von Kiemenbögen bei ihren Jugendstadien nachgewiesen (Abb. 188 B) und gleichen sie in wesentlichen Skelettmerkmalen, u. a. auch im Besitze eines stattlichen Parasphenoids sowie von paarigen Hinterhauptsgelenken heutigen Lurchen. Der Hauptunterschied ist, daß die meist salamander- oder krokodilähnlichen Tiere (Abb. 188) ein aus vielen Hautknochen bestehendes Schädeldach hatten, das bis auf die beiden Nasen- und Augenöffnungen und das kleine Loch für das Parietalorgan völlig geschlossen war und manchmal bis auf Einzelheiten dem devonischer Quastenflosser glich.

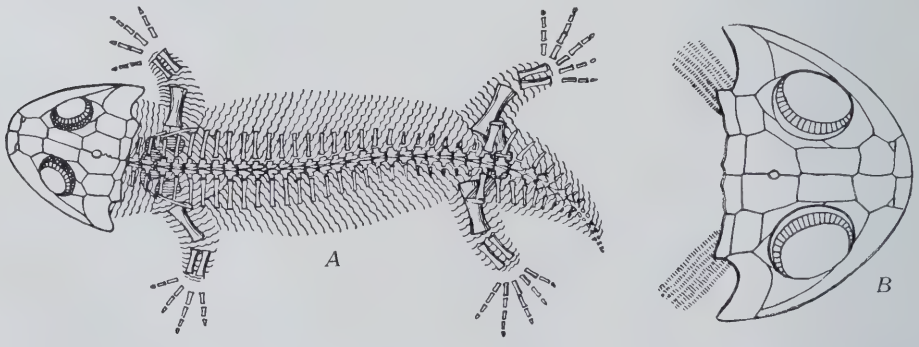


Abb. 188. † Protriton amblystomus Credner († Stegocephali), unteres Perm bei Dresden. A Skelettrekonstruktion von oben mit Bauchschuppenpanzer, 1 : 1, B Schädelkonstruktion mit Resten von Kiemenbögen der Larve, 3 : 1.

Wie bei diesen und der Norm der Lurche war ihr Innenskelett noch in weitem Maße knorpelig. Es lassen sich aber an den Wirbelkörpern der jungpaläozoischen Lurche ganz ähnliche Verknöcherungsstadien bald wie bei manchen modernen Lurchen, bald wie bei mesozoischen Ganoidfischen beobachten, während einige und besonders die wenigen triassischen Formen, die sich auch durch ihre zum Teil gewaltige Größe als höchstspezialisiert erweisen, einheitlich verknöcherte, bikonkave Wirbelkörper hatten. Sehr bemerkenswert ist, daß ihre Kegelzähne in Größenverhältnissen und Stellung oft denjenigen mancher devonischer Quastenflosser gleichen und daß sie sogar öfters eine ähnliche Radialstruktur wie bei diesen haben, was ebenfalls auf verwandtschaftliche Beziehungen hinweist. Ein häufig nachgewiesener Bauchpanzer endlich, der aus schrägen Reihen knöcherner Schuppen besteht (Abb. 188 A), wie ihn in Resten die heutigen Blindwühler noch besitzen, läßt sich von dem Ganoidschuppenpanzer leicht ableiten. Mit diesen stammesgeschichtlich so wichtigen Beziehungen der Dachschädler zu geologisch älteren und primitiveren Fischen ist aber ihre große Bedeutung noch nicht erschöpft, wie wir bald sehen werden.

Die nächsthöheren Formen der Vierfüßler, die heutigen Kriechtiere (Reptilia), entfernen sich in ihrem Bau weit von den lebenden Lurchen. Ihr Innenskelett ist gut verknöchert, das Parasphenoid und die Kiemenbögen treten höchstens als Rudimente auf, das Hinterhauptsgelenk ist unpaar usw. Aber sie gleichen ihnen insofern, als die lebenden Eidechsen, Schlangen, Krokodile und Schildkröten uns nur ein dürftiges Bild von ihrem einstigen Reichtum geben. Es war aber ihre Blüte eine sehr viel reichere und sie fällt, wie zu erwarten, erheblich später, nämlich in das Mesozoikum, währenddem die Reptilien in zum Teil gewaltigen und seltsam spezialisierten Formen universell, auf dem Lande wie im Süßwasser und Meere, ja sogar in der Luft geherrscht haben. Es würde zu weit führen, auf alle ihre mehr als 20 Ordnungen einzugehen; auch sind die verwandtschaftlichen und stammesgeschichtlichen Beziehungen vielfach noch unklar oder sehr strittig. Es kann also nur besonders Wichtiges und Interessantes erwähnt werden.

Von größter stammesgeschichtlicher Bedeutung sind die vom Oberkarbon bis in die Trias verbreiteten und im Perm sehr formenreichen, landbewohnenden † Theromorpha, zunächst die Ordnung † Cotylosauria (Abb. 189), weil sie in manchem, zeitlich und vor allem in ihrem geschlossenen Schädeldach und dreiteiligem Hinterhauptsgelenk sich eng an primitive Dachschädler anschließen, in vielem aber, z. B. in der stärkeren Verknöcherung des Innenskelettes, im Besitz von Bauchrippen statt

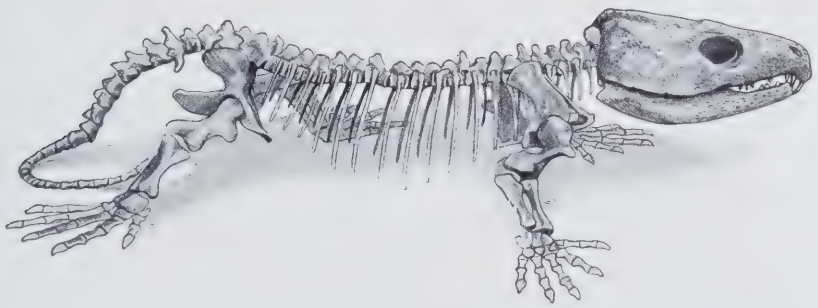


Abb. 189. † Labidosaurus hamatus Cope († Cotylosauria), Perm, Texas. Skelett rekonstruiert, etwa 1 : 4, Zehengliederzahl unsicher, wohl zu niedrig.

Schuppen, der Verkleinerung des Parasphenoids und in der Befestigung ihrer Kegelzähne, die in Alveolen der Kieferknochen festgewachsen sind, statt nur auf ihnen, einen erheblichen Fortschritt zeigen und sich als echte, wenn auch von den heutigen sehr stark abweichende Reptilien erweisen. Von derartigen Formen dürften sich wohl fast alle übrigen Kriechtiere ableiten lassen. Da einigermaßen vollständige Skelette natürlich zu den großen Seltenheiten gehören, ist dies jetzt im einzelnen noch nicht möglich, doch lassen sich gewisse Grundzüge der Entwicklung der wichtigsten Reptilgruppen doch schon erkennen oder vermuten.

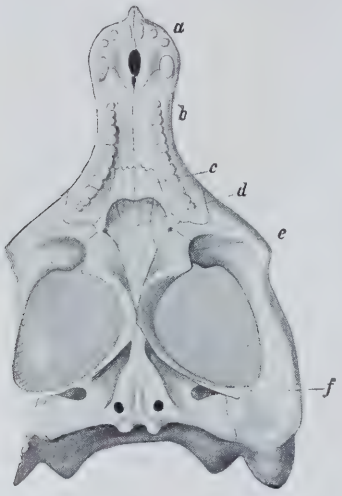


Abb. 190.

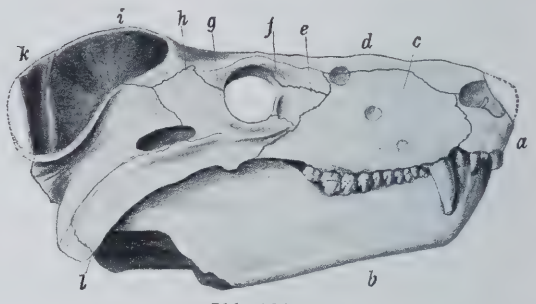


Abb. 191.

Abb. 190. † Gomphognathus sp. indet. († Theriodontia), Trias, obere Beaufortstufe, Kapland. Schädelrekonstruktion von unten, etwa 1 : 3. a Zwischenkiefer mit 3 Kegelzähnen (Schneidezähnen), b Oberkiefer mit Eckzahn und geschlossener Reihe stumpfer Backenzähne, c Gaumenbein mit wagrechten Fortsätzen von Zwischen- und Oberkiefer zusammen wie bei Säugetieren einen harten Gaumen bildend, dahinter d innere Nasenöffnung durch Pflugscharbein geteilt, e Flügelbein, f sehr kleines Quadratum (Kiefergelenk).

Abb. 191. † Cynognathus crateronotus Seeley († Theriodontia), Trias, obere Beaufortschichten, Kapland. Schädel mit Unterkiefer seitlich, 1 : 6. a Zwischenkiefer mit 4 Kegelzähnen, darüber Nasenöffnung, b großes zahntragendes Unterkieferstück (Dentale) mit starkem Kronfortsatz, c Oberkiefer mit Eckzahn und mehrzackigen, aber einwurzeligen Backenzähnen, d langes Nasenbein, e Tränenbein, f Präfrontale und g Postfrontale, die bei Säugetieren fehlen, h Jochbein, i Scheitelbein, k Schläfenbein, l sehr kleines Quadratum mit dem Artikulare des Unterkiefers gelenkend.

Zunächst führten die auch bereits vom Oberkarbon an gefundenen † Pelycosauria durch das Auftreten von jederseits einem kleinen Schläfendurchbruch zu höheren, im Perm beginnenden † Theromorpha über, welche stets eine weite Schläfenlücke hatten. Sie besaßen, wie die meisten † Theromorpha, außerdem einige wenige vordere Kieferrandzähne zu Eckzähnen vergrößert, also schon eine gewisse Differenzierung des Kiefergebisses. Bei weiteren permischen und triassischen † Theromorpha Südafrikas († Therocephalia und † Theriodontia) läßt sich dann eine immer zunehmende Annäherung an Säugetiere verfolgen. Die äußeren Nasenöffnungen rückten nämlich vorn zusammen, ein knöcherner Gaumen begann Nasen- und Rachenhöhle zu trennen, das Hinterhauptsgelenk wurde zweiteilig und die Knochen des Unterkiefergelenkes (Quadratum und Artikulare) sowie alle Knochenteile des Unterkiefers bis auf den einen zahntragenden (Dentale) wurden sehr klein (Abb. 190 und 191). Auch im Gebiß selbst zeigt sich diese Annäherung, denn der sonst so reichliche Zahnwechsel wurde wie bei der Norm der Säugetiere auf einen

einmaligen verringert und die Kieferzähne differenzierten sich weiter in Schneidezähne, je einen Eckzahn und Backenzähne. Letztere waren zwar wie bei allen Reptilien nur einwurzelig, aber bald stumpf und breit, wie bei omnivoren Säugetieren (Abb. 190), bald wie bei Robben mit Nebenzacken vor und hinter der Hauptspitze versehen, also zum Festhalten und Zerfleischen glatter Beutetiere, etwa von Fischen, besonders gut geeignet (Abb. 191).

Wahrscheinlich gehen auch die Schildkröten (Testudinata) auf primitive † Theromorpha zurück, wenigstens fand sich im Perm Südafrikas der leider noch unvollkommen bekannte † Eunotosaurus, der in vielem, so in der Vereinigung der äußeren Nasenlöcher und in starker Verbreiterung der Rippen sowie im Auftreten von Hautknochenreihen auf dem Rücken sich als Übergangsform zu eignen scheint. Aber jedenfalls sind die Schildkröten seit der oberen Triaszeit als Landbewohner in ihrer ganz eigenartigen Spezialisierung, der starken Verringerung der Zahl der Schädelknochen und Schwanzwirbel, der völligen Rückbildung einer Bezahnung und der Ausbildung des festen Rücken- und Bauchplattenpanzers im wesentlichen fertig. Es läßt sich dann im mittleren und jüngeren Mesozoikum umgekehrt verfolgen, wie in Anpassung an das Leben im Meere dieser Panzer bei einigen Formen wieder mehr oder minder stark rückgebildet wird.

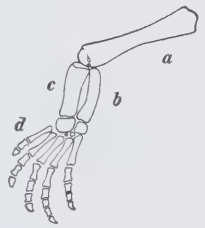


Abb. 193. † Lariosaurus Balsami Curioni († Sauropterygia), mittlere marine Trias, Perledo, Comer See, Südalpen. Rechter Hinterfuß, 2 : 3. a Femur, b Fibula und c Tibia etwas verkürzt, d erste Zehe mit wenigen Gliedern.

Von anderen permischen † Theromorpha stammen wohl die im Mesozoikum verbreiteten † Sauropterygia, die in manchem, so vor allem in der Art ihres Schwimmens mit allen vier Extremitäten und im oft sehr verlängertem Hals, wasserbewohnenden Schildkröten glichen. Sie waren aber stets stark bezahnt und hatten gewöhnlich nur einen Bauchpanzer in Gestalt von Bauchrippen und sehr verbreiterten Brust- und Beckengürteln (Abb. 192, Tafel X). Kleine bis mittelgroße, älteste Formen, die auf die Trias beschränkt sind, hatten hier noch auch zum Gehen geeignete Beine (Abb. 193), die später allein herrschenden aber diese in Ruder verwandelt durch Verkürzung der langen Beinknochen und Vermehrung der Zehenglieder (Abb. 192). Wie die Seeschildkröten haben sie sich also an das Schwimmleben im Meere angepaßt, wo manche zur Jurazeit eine gewaltige Größe erreichten.

In anderer und viel vollkommener Weise fand dies ungefähr gleichzeitig bei den Fischsauriern († Ichthyosauria) statt, die ihren Namen mit Recht tragen, denn wie die Walfische unter den Säugetieren sind sie fischähnlich geworden (Abb. 194). Leider kennt man ihre Vorfahren noch gar nicht; schon die ältesten bekannten in der Trias hatten die Beine in ziemlich gleicher Art wie die spezialisierteren † Sauropterygia zu Flossen umgewandelt. Aber im Gegensatz zu jenen waren ihre Gürtel nicht vergrößert und die hinteren Flossen schwächer und wurden dann nebst dem Beckengürtel derartig rückgebildet, daß sie kaum mehr funktionieren konnten. Die Fortbewegung wurde eben wie bei Walfischen und Fischen fast nur durch die Schwanzflosse besorgt, in deren unteren Lappen sich wie bei den † Anaspida (S. 287, Abb. 180) das Ende der Wirbelsäule herabbog. Dies dürfte hier wohl damit zusammen-

hängen, daß eine solche Flosse so wirkte, daß sich das Körpervorderende nach aufwärts wendete, was für Lungenatmer, die immer wieder zum Luftschöpfen an die Meeresoberfläche kommen mußten, von Vorteil war. Von Interesse ist auch eine weitere Parallelentwicklung mit den Zahnwalfischen, indem das Fangrechengebiß in Rückbildung begriffen war, wahrscheinlich, weil auch hier aus ursprünglichen Fängern von Fischen solche nackter Cephalopoden oder ähnlicher Tiere wurden, und endlich, daß Riesenformen entsprechend der etwas früheren Entwicklung eher als bei den † Sauropterygia auftraten, nämlich schon zur Zeit des unteren Jura.

Die übrige Menge der Kriechtiere läßt sich von Rhynchocephalia ableiten, meist kleinen und daher fossil sehr seltenen, eidechsenartigen Tieren mit auf den Kiefern aufgewachsenen, häufig gewechselten Kegelzähnen, einem Parietalloch im Schädeldache, unpaarem Hinterhauptsgelenke, mit 4—5 Gliedern an manchen Zehen usw., aber mit je zwei Schläfenlöchern, bikonkaven Wirbelkörpern und Bauchrippen. Solche Tiere scheinen bereits im Perm aufzutreten, also neben den † Theromorpha, waren im obersten Jura verhältnismäßig formenreich und wurden noch im ältesten Tertiär in mäßig großen, marinen Formen weit verbreitet gefunden. Jetzt aber lebt nur noch eine einzige Art an der Küste von Inselchen bei Neuseeland, also in einem ganz entlegenen Schlupfwinkel, als typisches Relikt, einer Gattung zugehörig, die einer oberjurassischen sehr nahesteht (Brückeneidechse, Sphenodon).

Wahrscheinlich stammen unmittelbar von ihnen die Lepidosauria, von denen die landbewohnenden Eidechsen (Lacertilia) von der Trias ab in seltenen Resten gefunden werden. Sie haben den unteren Schläfenbogen und die Bauchrippen verloren und fast alle hinten konvexe, vorn konkave (prozöle) Wirbelkörper. Wahrscheinlich in der Kreidezeit sind aus ihnen unter Verlust auch des oberen Schläfenbogens, des Parietalloches und der paarigen Gliedmaßen die Schlangen (Ophidia) hervorgegangen, die wie die Eidechsen die einzigen, heute noch formenreichen Reptilien sind.

Besser als die Abstammung der Eidechsen und Schlangen ist eine andere Abzweigung von ersteren bekannt. Waranähnliche Eidechsen der unteren Kreide nämlich, die in ihrem sehr langen Ruderschwanz und in ihren Beinen molchartig dem Schwimmleben im Meer angepaßt waren, leiten über zu den sehr stattlichen Maasauriern († Mosasauria). Diese waren in ihrem sehr gestreckten Körper und kurzen Rudergliedmaßen, zwischen deren gespreizten Zehen sich offenbar eine Schwimmhaut ausspannte, dem Schwimmleben noch besser angepaßt. Sie spielten in den Meeren der jüngeren Kreidezeit eine gewisse Rolle, verschwanden dann aber ziemlich plötzlich gleichzeitig mit den anderen großen Seereptilien, den † Sauropterygia und † Ichthyosauria, aus uns unbekannten Gründen.

Von den † Rhynchocephalia lassen sich aber am besten noch mehrere im Mesozoikum blühende Reptilgruppen ableiten, bei welchen ebenfalls je zwei Schläfenlöcher und oft noch bikonkave Wirbel sowie Bauchrippen vorhanden sind, bei denen jedoch die Kegelzähne auf die Kieferränder beschränkt sind und stets in Alveolen stecken, und das Scheitelloch schwindet. In der Trias sind Eidechsen- und Krokodilähnliche Land- und Süßwasserbewohner verbreitet († Parasuchia), die vielleicht zu den anderen vermitteln. Von diesen sind die Krokodilier (Crocodilia) vom Jura an bekannt und werden bis zur Gegenwart formenarm. Ihre äußeren Nasenlöcher

sind am Schnauzenende vereinigt, während die inneren allmählich ganz nach hinten verlegt wurden. Auch hier kennt man, speziell aus dem Jura, dem Leben im Meere verschieden stark angepaßte Formen, bei welchen aber im Gegensatze zu fast allen bisher besprochenen Seereptilien die Vorderbeine verkürzt wurden, die hinteren gestreckt waren. Das war auch bei der auf das Mesozoikum beschränkten, sehr formenreichen Ordnung der Schreckenssaurier († Dinosauria) häufig der Fall. Bei ihnen wogen nämlich laufvogelähnlich nur auf den langen Hinterbeinen schreitende oder känguruhartig hüpfende Formen vor, wobei nicht selten die Zehenzahl der Hinterfüße auf drei funktionierende beschränkt war und oft noch weitere Ähnlichkeiten mit Vögeln auftraten (Abb. 195). Sie sind die Herren der mesozoischen Festländer gewesen und begannen schon in der Trias mit meist kleinen bis mittelgroßen, zweibeinigen Raubtieren, von welchen später manche außerordentlich stattlich wurden. Von ihnen scheinen erst vom mittleren Jura an bekannte Formen zu stammen, bei welchen das Gebiß sehr schwach wurde und das Gehirn auffällig klein war, so daß es offenbar harmlose, stumpfsinnige Tiere waren, die auf allen vier, anscheinend steil, also nicht kriechtierartig gestellten Beinen langsam sich fortbewegten. Diese stattlichen Tiere erreichten zu ihrer Blütezeit an der Jurakreidewende eine so gewaltige Größe (bis über 30 m Länge), wie nie ein Landbewohner vor oder nachher; am Ende der Kreidezeit starben aber auch sie aus.

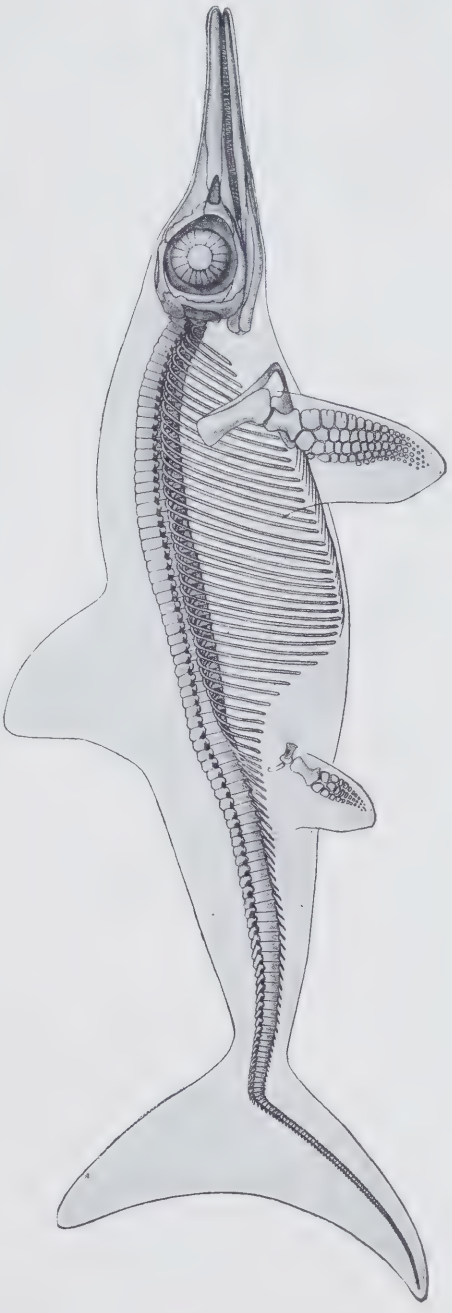


Abb. 194. † Stenopterygius quadriscissus Quenstedt († Ichthyosauria), oberer mariner Lias, Holzmaden, Württemberg. Skelettrekonstruktion mit Körperumriß nach einem Skelett mit Hautresten, 1 : 12.

Daneben entwickelten sich von der oberen Trias an andere † Dinosauria, die ein äußerlich vogelähnliches Becken besaßen und bei welchen die Kieferenden häufig zahnlos und wohl mit Hornschnäbeln umkleidet waren und die als erste unter den

Wirbeltieren offenbar wesentlich Pflanzen fraßen, wie ihre zu einer eigenartigen Kaufläche zusammengedrängten Zähne beweisen. Auch hier sind viele zweibeinig; manche aber, anscheinend sekundär, liefen auf allen vieren. Letztere waren oft mit Knochenstacheln oder Platten in seltsamster Weise geschützt, also hoch spezialisiert. Mit dem Ende des Mesozoikums verschwanden auch sie.

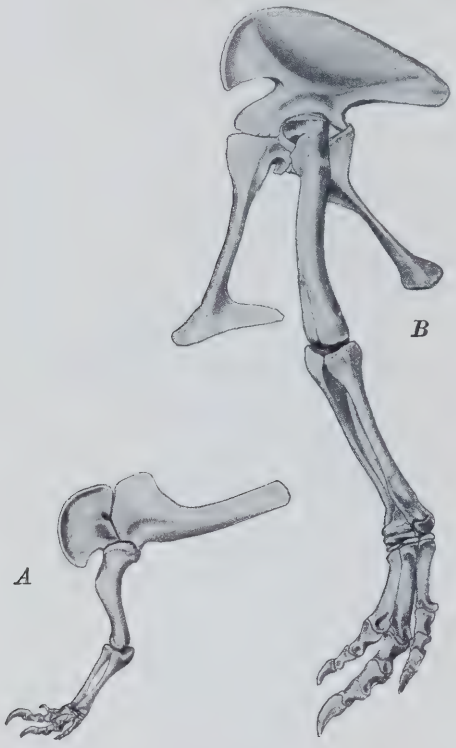


Abb. 195. † Allosaurus fragilis Marsh († Dinosauria), unterste Kreide, Comoschichten, Kolorado. Kleine Vorder- und große Hintergliedmaßen, A und B in $^1/_{12}$ nat. Gr.

Schließlich finden sich vom unteren Jura, vielleicht schon von der mittleren Trias an bis zur oberen Kreide, die Flugsaurier († Pterosauria), deren Abstammung leider noch mehr im Dunkel liegt als die der meisten Reptilordnungen, da ihre ältesten bekannten Vertreter bereits völlig ausgebildete Flieger waren. Sie zeigten infolge gleicher Anpassung bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit Vögeln einerseits und mit Fledermäusen andererseits, waren aber im wesentlichen ganz eigenartig. Vor allem war ihre Flughaut nicht wie bei letzteren zwischen mehreren, gestreckten Fingern ausgespannt, sondern nur zwischen dem sehr verlängerten, äußeren und dem Arme, so daß sie anders funktionieren mußte als bei ihnen. Offenbar waren es aber gute, ja zum Teil ganz vorzügliche Flieger, die ihre Nahrung, wohl Fische, im Meere fanden. Eine Entwicklung läßt sich bei ihnen insofern erschließen, als zuerst nur sehr langschwänzige, kleine Formen vorhanden waren (Abb. 196), später aber solche, bei welchen der Schwanz und die fünfte hintere Zehe reduziert, die Mittelhandknochen jedoch sehr gestreckt waren, und zuletzt solche, deren Gebiß überdies ganz rückgebildet und offenbar wie bei Vögeln durch Hornschnäbel ersetzt war, und die in gewaltiger Größe — mit über 7 m Flügelspannweite sind es die weitaus größten Flugtiere überhaupt — sich als höchst spezialisiert erweisen.

Nach allem führte also die Entwicklung der Kriechtiere von den dachschädlerartigen † Cotylosauria und ebenfalls sehr primitiven brückenechsenartigen Rhynchocephalia zu einer außerordentlich starken Differenzierung, entsprechend der Mannigfaltigkeit des Milieus und der Lebensweise sowie der Verbreitung, die sie im Mesozoikum erreichten, dazu aber auch sehr oft zu hoher Spezialisierung. Dabei ist von großer Bedeutung, daß sich in manchen Gruppen vielfache Vogelähnlichkeiten finden, in anderen solche mit Säugetieren, beides gerade dann, wo, wie wir sehen werden, gerade die ältesten Angehörigen solcher vorkommen, so daß man um diese Zeiten ihre Entstehung annehmen muß.

Die jetzt so häufigen und mannigfaltigen Vögel (Aves) haben tatsächlich in ihrem Bau und speziell auch in ihrem stark verknöcherten Skelett soviel Ähnlichkeit mit Reptilien, daß sie schon vor langer Zeit mit ihnen als Sauropsida zusammengefaßt wurden. Für die Fossilerhaltung sind sie aber leider infolge ihrer Lebensweise ungeeignet, weil zu viele zufällige, günstige Umstände zusammenkommen müssen, damit ihre Leichen rasch und dauernd in ein schützendes Medium eingebettet werden. So kommt es, daß wir nur aus dem Känozoikum eine mäßige Zahl von Vogelresten kennen, die aber nur beweisen, daß bis in die Quartärzeit flugunfähige Vögel in der Südhemisphäre formenreicher und weiter verbreitet waren als jetzt, wo sie durch den Menschen stark dezimiert sind, und daß bereits im Alttertiär die mannigfachsten Vogelgruppen wie heute vorhanden waren, nur andere Gattungen und in anderer geographischer Verbreitung.

Die mesozoischen Vogelreste jedoch sind stammesgeschichtlich äußerst wichtig. Denn die ältesten, eine Feder und zwei nicht ganz vollständige Skelette mit Abdrücken von Federn aus einem Fundorte, den oberst-jurassischen Lithographieschiefern bei Eichstätt in Mittelfranken, beweisen, daß damals bereits mehrere Formen lebten, die schon in den so bezeichnenden

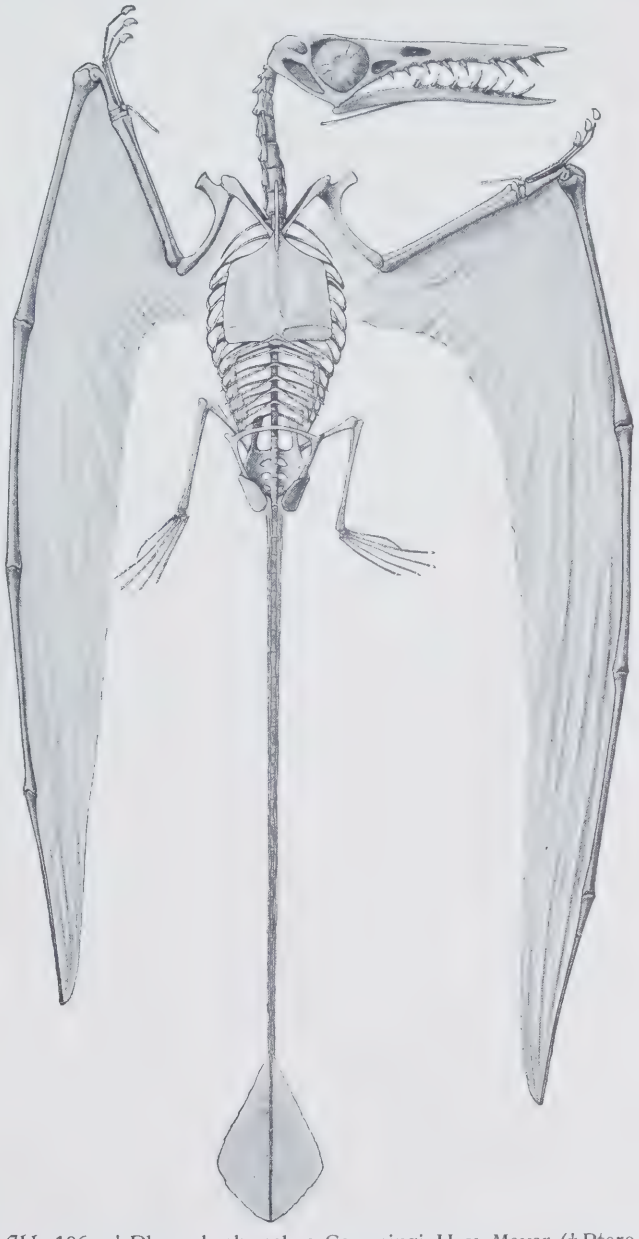


Abb. 196. † Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. Meyer († Pterosauria), oberster mariner Jura, Lithographieschiefer, Solnhofen, Mittelfranken. Rekonstruktion der erhaltenen Reste, etwas schematisiert in $^1/_8$ nat. Gr.

Abb. 197. † Archaeornis Siemensi Dames († Saururae), oberster mariner Jura, Lithographieschiefer, Eichstätt, Mittelfranken. Skelett mit Federabdrücken, 1 : 4.

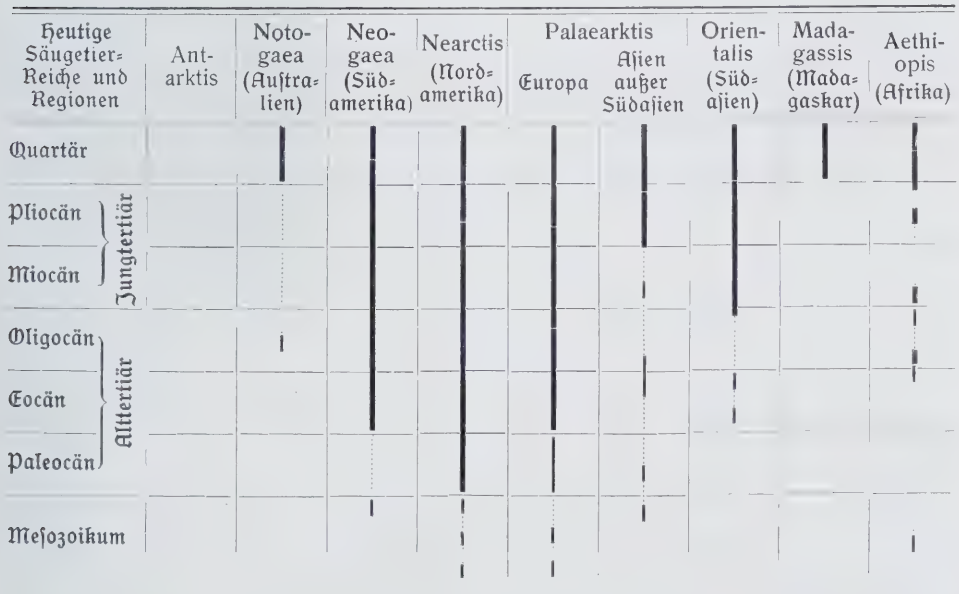
Federn, im Schädel und in den zum Gabelknochen (Furcula) verschmolzenen Schlüsselbeinen (Claviculae) echte Vögel waren (Abb. 197) und die zugleich eine ganze Anzahl von Merkmalen zeigen, die sie als primitivste aller Vögel und als Abkömmlinge von primitiven Reptilien, offenbar des Rhynchocephalenstammes kennzeichnen. Allerdings kommen dabei die † Dinosauria, bei welchen die meisten Vogelähnlichkeiten gefunden sind, nicht in Betracht, da ihnen z. B. schon die Schlüsselbeine fehlten, sondern noch primitivere Formen. Diese Urvögel († Saururae) hatten nämlich spitze Kegelzähne in Alveolen der Kieferränder, bikonkave Wirbel, freie Halsrippen, schmale Brustrippen, einen langen Schwanz, zu dem die Schwanzfedern fiederförmig standen, Bauchrippen, getrennte Mittelhand- und Mittelfußknochen und freie, bekrallte Finger.

Bis in die Zeit der oberen Kreide, aus der man nur aus Kansas vollständige Reste zweier Gattungen, sonst bloß ganz vereinzelte Skelettstücke kennt, haben sich dann offenbar die Vögel erheblich weiter entwickelt, denn hier finden sich schon die bezeichnenden Merkmale der Wirbelsäule und Rippen der modernen: Sattelgelenke der Wirbelkörper, verwachsene Halsrippen, breite Brustrippen mit queren Fortsätzen, rückgebildeter Schwanz, zu dem die Federn fächerförmig stehen, keine Bauchrippen mehr und verwachsene Mittelhand- und Mittelfußknochen sowie reduzierte Finger. Ja, die eine Gattung war ein Schwimmvogel mit Verlust des Flugvermögens und dementsprechender starker Rückbildung der Flügel. Aber es waren noch Kegelzähne vorhanden, also noch ein sehr primitives Merkmal.

Obwohl wir also sicher nur durch glückliche Zufallsfunde sehr wenige der Vögel kennen, die im jüngeren Mesozoikum gelebt haben, sprechen sie in ihrer Gestalt und zeitlichen Folge doch eindeutig genug für die vermutete Abstammung der Vögel von gewissen Reptilien und zeigen uns sogar, wie und wann ungefähr die Umwandlungen vor allem durch Rückbildungen und Verwachsungen im Skelett erfolgten, wenn sie uns auch leider über die Ausbildung des Flugvermögens noch keinen Aufschluß geben.

Was endlich die Säugetiere (Mammalia) anbelangt, so werden natürlich auch von ihnen vollständige Skelette sehr selten gefunden. Die meisten fossilen Arten sind daher bloß auf bezahnte Kiefer oder Stücke davon oder auf einzelne Zähne begründet. Besonders mißlich ist, daß bisher nur derartig dürftige Reste in geringer Zahl, nie größere Skelettreste oder auch nur vollständige Schädel im Mesozoikum entdeckt worden sind. Dazu kommt die aus der folgenden Tabelle klar ersichtliche, geringe Kenntnis von Landsäugetierresten verschiedener großer Gebiete. Besonders fällt hier die fast völlige Unkenntnis der vorquartären Säugetierfaunen Australiens und Madagaskars sowie der mesozoischen des größten alten Festlandes Asien und die noch sehr dürftige Kenntnis der alttertiären so großer Festländer wie Afrikas und wieder besonders Asiens schwer ins Gewicht.

Tabelle der zeitlichen und räumlichen Verbreitung fossiler Reste von Landsäugetieren.



Es ist deshalb so ziemlich selbstverständlich, daß den so wichtigen Feststellungen der Annäherung fossiler Reptilien, der auf Seite 296/7 besprochenen triassischen † Theromorpha Südafrikas, an Säugetiere leider fast noch keine auf dieser Seite entsprechen. Denn von den fossilen Vorläufern der heute reptilähnlichsten Säugetiere, der Reliktencharakter tragenden wenigen Kloakentiere (Monotremata) Australiens fand sich noch gar nichts, und von der nächst niederen Ordnung der australischen Beuteltiere

(Marsupialia) wissen wir bisher nur, daß sie schon zur Oligocänzeit in dem Gebiete vorhanden waren und daß dort zur Diluvialzeit auch Riesenformen lebten.

Etwas mehr ist allerdings über die amerikanischen Beuteltiere bekannt, nämlich, daß eine Gruppe, die in ihrem Gebiß zwischen den insekten- und pflanzenfressenden vermittelt und die jetzt nur durch eine sehr kleine Art in Südamerika vertreten ist, zur Tertiärzeit dort reicher entwickelt war, und daß die Opossums sich nicht nur in Nord- und Südamerika bis in die obere Kreide zurückverfolgen lassen, sondern zur Mitteltertiärzeit auch in Europa lebten (Abb. 198). Der Nachweis, daß gerade diese sehr primitiven Raubbeuteltiere geologisch sehr alt sind und einst weitverbreitet waren, ist natürlich stammesgeschichtlich von Bedeutung. Dazu kommt, daß manche der winzigen Kieferreste, die sich im mittleren Mesozoikum Englands und Wyomings gefunden haben, sich wahrscheinlich an sie anschließen.

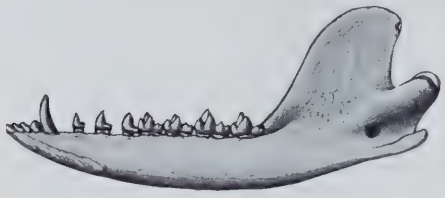


Abb. 198.
† Oxygomphius frequens H. v. Meyer (Didelphia), Untermiocän, Eselsberg bei Ulm a. D. Unterkiefer ergänzt von innen, 2 : 1.

Von geringer Wichtigkeit für die Stammesgeschichte der Säugetiere scheint eine ausgestorbene Gruppe omnivorer Formen zu sein, der in ihrem Gebiß nagetierähnlichen, mit vielhöckerigen Backenzähnen versehenen † Multituberculata, die nach wenigen, zerstreuten Funden von der obersten Trias bis zum ältesten Tertiär weitverbreitet vorkamen und, nach einem einzigen Skelettrest zu schließen, sich pflanzenfressenden Beuteltieren anschließen.

Trotz all der erwähnten Wissenslücken steht es mit der Kenntnis der Stammesgeschichte der sehr viel formenreicheren höheren Säugetiere, der Unterklasse Monodelphia (= Placentalia) besser als mit der irgendeiner Tierklasse, vor allem, weil man die Gesetzmäßigkeiten ungewöhnlich genau klargelegt hat, nach welchen sich deren Skeletteile und besonders das Gebiß, das systematisch äußerst wichtig und für die Paläontologie von allergrößter Bedeutung ist, aus primitiven Formen entwickeln und wie sie zueinander in Korrelation stehen. Diese Erkenntnis ist soweit fortgeschritten, daß man schon seit Jahrzehnten vorauszusagen wagt, wie das Skelett und Gebiß der Vorfahren bestimmter Säugetiere in einer gewissen Vorzeit beschaffen gewesen sein müsse, und daß man tatsächlich in Ablagerungen der betreffenden Zeit dementsprechende Fossilien gefunden hat.

Als primitivste Monodelphia müssen wir kleine Landsäugetiere ansehen mit verhältnismäßig großem Schädel, dessen Gesichtsteil infolge starker Entwicklung des Geruchsorganes umfangreich und dessen Gehirnteil wegen noch schwacher Ausbildung des Großhirnes klein ist. Die an Zahl gegenüber den Reptilien zurückstehenden Schädelknochen sind unverschmolzen, besondere obere Fortsätze (Hörner) treten nicht auf, der Jochbogen ist vollständig, aber im Gegensatz zu den Reptilien die Augenhöhle hinten gegen die weite Schläfengrube nicht knöchern abgegrenzt; der Unterkiefer, der zum Unterschiede von dem aller sonstigen Wirbeltiere nur aus je einem zahntragenden Knochen (Dentale) besteht und am Schläfenbeine gelenkt, ist mittellang, der Schwanz sehr lang, die Beine sind Geh- oder Kletterfüße (mit

Südafrikanische Mesembryanthemum-Arten, die durch ihre Form und Farbe geschützt sind. Links (1) Mesembryanthemum Bolusi, in der Mitte (2) Mesembryanthemum calcareum, oben (3) Mesembryanthemum tigrinum, rechts (4) Mesembryanthemum truncatellum.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

opponierbarer erster Zehe) und es sind fünf bekrallte Zehen vorhanden, die, wie der ganze Fuß, beim Gehen den Boden berühren (Sohlengänger). Vor allem ist endlich das Gebiß vollständig mit vollständigem, spät erfolgendem Zahnwechsel und besteht aus niedrigen, bewurzelten Zähnen, nämlich jederseits drei einfachen Schneidezähnen, einem konischen Eckzahn, vier einfachen, aber nach hinten zu etwas komplizierter werdenden Prämolaren (vorderen) und drei Molaren (hinteren, nicht gewechselten Backenzähnen) mit noch komplizierterem Bau. Diese Komplikation besteht nicht nur in dem Auftreten mehrerer Kronenspitzen, sondern als besonders wichtigem Unterschiede von anderen Wirbeltieren, in dem Vorhandensein von zwei oder mehr in Alveolen der Kieferränder steckenden Wurzeln, also in besserer Befestigung, die ein Kauen ermöglicht, weshalb wir nur bei Säugetieren eine reiche Entfaltung von Pflanzenfressern finden. Heute entsprechen kleine Insektenfresser (Insectivora), aber primitivere Formen als unser Igel, Maulwurf oder Spitzmaus diesem Vorbilde am meisten.

Abb. 199. † Dromatherium sylvestre Emmons (? Didelphia), obere Trias, Chatam-Kohlenschichten, Nordkarolina. Linker Unterkieferast von innen, 2 : 1.

Über die Entwicklung dieses Säugetiergebisses, speziell der so bezeichnenden Backenzähne aus dem Reptilgebisse, das in der Regel nur aus zahlreichen, einwurzeligen und ziemlich gleichartigen Kegelzähnen besteht, geben uns nun die erwähnten mesozoischen Reste doch einigen Aufschluß. Aus der oberen Trias Nordamerikas kennt man nämlich als älteste zwei winzige Kieferchen (Abb. 199), deren Backenzähne vor und hinter der Kronenspitze je ein Nebenspitzchen und Andeutung einer Wurzelteilung zeigen (protodonte Backenzähne). Im Jura Nordamerikas und Englands fanden sich dann ein wenig größere Kieferchen in einiger Anzahl, deren Backenzähne schon mindestens zweiwurzelig sind und teils drei Kronenspitzen hintereinander (trikonodont), teils in Dreiecksstellung (trituberkulär) besitzen (Abb. 200). Letztere, die dreieckigen (trigonalen) hinteren Backenzähne, bilden nun offenbar den Ausgangspunkt aller weiterer Backenzahnformen der Säugetiere, und dem entspricht, daß in der obersten Kreide und im ältesten Tertiär Säugetiere mit derartigen trigonalen Molaren die Hauptrolle spielten. Sie finden sich auch noch bei einigen Insectivora Madagaskars, bei wenigen Halbaffen und in geringer weiterer Komplikation durch Hinzutreten von Nebenhöckerchen mehrfach, vor allem auch bei den oben besprochenen Didelphyidae.

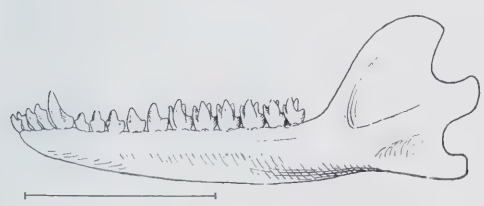


Abb. 200. † Amphitherium Prevosti Blainv. († Tuberculata), mittlerer Jura, Stonesfield bei Oxford, England. Vergr. Rekonstruktion des Unterkiefers von außen, Backenzähne zahlreich (aus Hertz, 1925).

Die trituberkulären Reste des Mesozoikums werden wohl eher letzteren angereiht werden müssen, vor allem, weil die Zahnzahl noch eine höhere und schwankendere war (Abb. 200), als die oben für Monodelphia primitiv genannte von insgesamt 44. Jedenfalls kennt man aber Insectivora mit solchen Zähnen vom ältesten Tertiär

an, und ihr Unterschied von primitiven Raubbeutlern ist gering. Bei den Insektenfressern erfolgte dann in der Tertiärzeit kein besonders großer Fortschritt, außer daß einige Schneidezähne manchmal vergrößert wurden und vor allem, daß unter allmählichem Hinzutritt eines vierten Haupthöckers die Molarkronen viereckig (tetragonal, tetratuberkulär) wurden, wie es z. B. bei den schon vom Obereocän an bekannten igelartigen Formen (Erinaceidae) der Fall ist. Solche Gebisse sind für Insekten- und Fleischfresser und, falls die Backenzahnhöcker stumpf sind, für Frucht- oder Allesfresser bezeichnend.

Ihrem ganzen Bau nach stammen die Fledermäuse (Chiroptera) von Insektenfressern, aber leider sind so wenig wie bei den Flugsauriern (S. 300) und Vögeln (S. 301) Übergangsformen bekannt, welche die Umbildung der Vorderbeine in die so bezeichnenden Flügel zeigten; vielmehr treten Fledermäuse auffällig früh, nämlich schon im Mitteleocän Europas, uns fertig entgegen. Die weitere Entwicklung der Ordnung zu verfolgen, ist wie bei den Insektenfressern bei der Seltenheit der Fossilreste noch nicht möglich.

Ebensowenig kennen wir Übergangsformen zu den Nagetieren (Rodentia), denn auch ihr bezeichnendes Gebiß: je ein zu einem Nagezahn umgebildeter Schneidezahn unter Rückbildung der übrigen Vorderzähne, tritt schon im untersten Eocän fertig auf. Hier läßt sich aber eine weitere Entwicklung in mehrfacher Beziehung feststellen, indem zuerst nur ungefähr eichhörnchenähnliche Formen auftraten, dann im Laufe der Tertiärzeit eine immer zunehmende Mannigfaltigkeit; stellen ja doch die Nagetiere die weitaus formen- und individuenreichste Säugetierordnung der Gegenwart dar. Die Hauptentwicklung äußert sich hier in den Backenzähnen, indem deren Zahl sich bis auf je zwei jederseits vermindern kann, während die ursprünglich niederen Vierhöckerkronen sehr oft mit mehr oder minder komplizierten Falten versehen und hoch werden, was sie zum Zerkauen von Pflanzen besonders geeignet macht.

Auch der Anschluß der Zahnarmen (Edentata) an Insektenfresser ist noch nicht geklärt. Bei den sehr wenigen Ameisenfressern des Südens der Alten Welt ist dies schon durch die große Seltenheit und Dürftigkeit der bis in das Obereocän Europas zurück gefundenen Fossilreste verhindert. Bei den neuweltlichen aber, die mit diesen kaum näher verwandt sind, kennen wir wenigstens aus dem ältesten Tertiär Nordamerikas Formen, welche die Vorfahren der dann bis zum jüngsten Tertiär auf Südamerika beschränkten Vorläufer der Ameisenbären, Faultiere und Gürteltiere sein könnten. Die paleocänen hatten noch ein vollständiges Gebiß mit drei- bis fünfhöckerigen Molaren, bei den späteren Formen wurden die vorderen Zähne völlig, die Backenzähne meistens zu schmelzlosen Stumpen rückgebildet, wie sie harmlosen Blatt- und Insektenfressern genügen. In Südamerika erreichte die Gruppe eine ziemliche Mannigfaltigkeit in gepanzerten und ungepanzerten Formen, zuletzt, im Diluvium, unter Entwicklung von Riesenformen, z. B. Riesenfaultiere († Megatherium), von welchen einige bis in das südliche Nordamerika vordrangen. Dann starben sie ziemlich plötzlich bis auf die wenigen, unscheinbaren Gattungen, die oben genannt wurden, aus.

Besser sind wir über die Stammesgeschichte der Raubtiere (Carnivora) unterrichtet. Es finden sich nämlich im Alttertiär der Alten Welt und Nordamerikas landbewohnende Urraubtiere († Creodontia) mit starken Eckzähnen und etwas auf-

gerichteten Füßen, deren primitivere Vertreter wenig von Raubbeuteltieren und primitiven Insektenfressern verschieden waren (Abb. 201). Manche haben sich allerdings bald spezialisiert, teils indem ihre Molaren breit und mehrhöckerig, denen der Bären, also omnivoren Tieren ähnlich, teils indem einer oder zwei davon groß und mit schneidenden Kanten versehen wurden, also als Brechscherenzähne (Reißzähne) geeignet zum Zerknacken von Knochen und Zerschneiden von Fleisch. Fast alle Urraubtiere starben aber noch im Alttertiär aus.

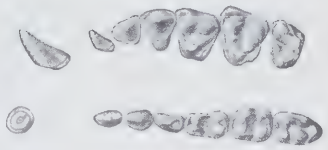


Abb. 201. †Tricentes subtrigonus Cope († Creodontia), Paleocän, Puerco-Stufe, Neumexiko. Linke obere und untere Backenzahnreihe, Kronenansicht; ohne Brechscherenzähne.

Eine eocäne Familie aber, bei der wie bei den meisten Landraubtieren (Fissipedia) oben der letzte Prämolar, unten der erste Molar als Brechscherenzähne ausgebildet waren, kommt als Vorläufer von diesen in Betracht. Sie erschienen am Ende des Eocäns in hunde-, zibetkatzen- marder- und katzenartigen Formen, ohne daß eine Ableitung im einzelnen schon gelungen wäre. Aus den hundeartigen (Canidae), von welchen manche im Mitteltertiär plump und etwas bärenartig waren, dürften sich in der Tat während des Miocäns die erst an dessen Schluß auftauchenden Bären entwickelt haben, aus zibetkatzenartigen (Viverridae) die Hyänen und aus Marderartigen die Dachse und Fischotter, doch sind auch hier die Übergänge noch nicht nachgewiesen. Erst im Pliocän drangen endlich einige Raubtiere auch in Südamerika ein, wo sie wahrscheinlich zur Dezimierung von dessen heimischer Säugetierfauna beitrugen.

Auffällig wenig wissen wir noch von der Vorgeschichte der meerbewohnenden Seehunde und Robben (Pinnipedia), wohl weil sie sich wesentlich in Gegenden abspielte, aus denen wir noch fast keine fossilen Säugetiere kennen. Ebenso wissen wir von den Bartenwalen (Mysticeti) nur, daß sie in verhältnismäßig kleinen Formen bereits im Miocän vorhanden waren.

Anders ist es mit den Zahnwalen (Denticeti), die von älteste rtiären Insectivora Afrikas abstammen dürften. Denn wenige Skelettreste aus dem marinen Mitteleocän Ägyptens zeigen uns einen Urwal († Archaeoceti), der in vielem noch primitiven Landbewohnern glich, in manchem aber, z. B. der langen Schnauze, der etwas zurückgerückten Nasenöffnung, im Gehörorgan und in den stark rückgebildeten Trigonen der Molaren schon an das Wasserleben angepaßt war. Besser bekannte Formen (Abb. 202), im marinen Obereocän weit verbreitet, zeigen dann den folgenden Weg der Entwicklung, vor allem in fortgeschrittener Verkürzung der Nasenbeine und des Halses und in Umbildung des Gebisses in ein robbenartiges, das sich nicht mehr zum Kauen, sondern nur zum Fangen und Zerfleischen von Fischen eignete. Das Becken und die Hinterbeine waren hier schon sehr stark rückgebildet, der Schwanz offenbar das Fortbewegungsorgan, die Vorderbeine waren aber noch ungefähr robbenähnlich mit beweglichem Ellbogengelenk.

Oligocäne und miocäne Zahnwale (Denticeti) bieten uns dann Beispiele weiterer Entwicklungsstufen, nicht nur in der Umbildung des Schädels, z. B. durch Zurückrücken der Nasenöffnung bis vor den Scheitel (Abb. 203), sondern auch in Verkürzung und Unbeweglichwerden des Halses und des Armes und besonders gut

im Gebiß. Hier verwuchsen die Wurzeln der Backenzähne und schwanden deren Nebenzacken, wobei sich aber auffälligerweise die Backenzahnzahl vermehrte. Die wenigen heutigen Flußdelphine stehen noch im wesentlichen auf dem Stadium

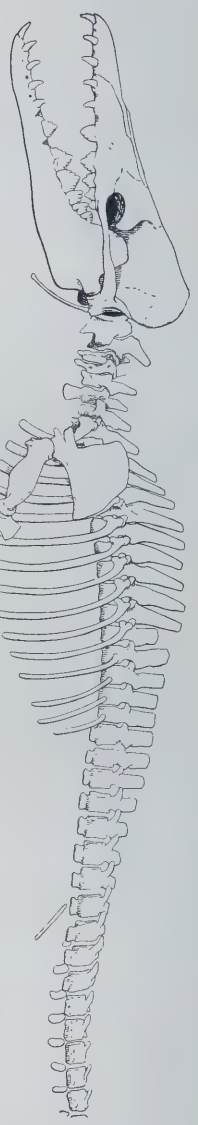


Abb. 202. † Zeuglodon Osiris Dames († Archaeoceti), fluviomarines Obereocän, Kasr es Sagha-Stufe, Fajum, Ägypten. Skelettrekonstruktion, 1 : 16, Beckenrudiment schematisch ergänzt, Schwanzende und Hand nicht.

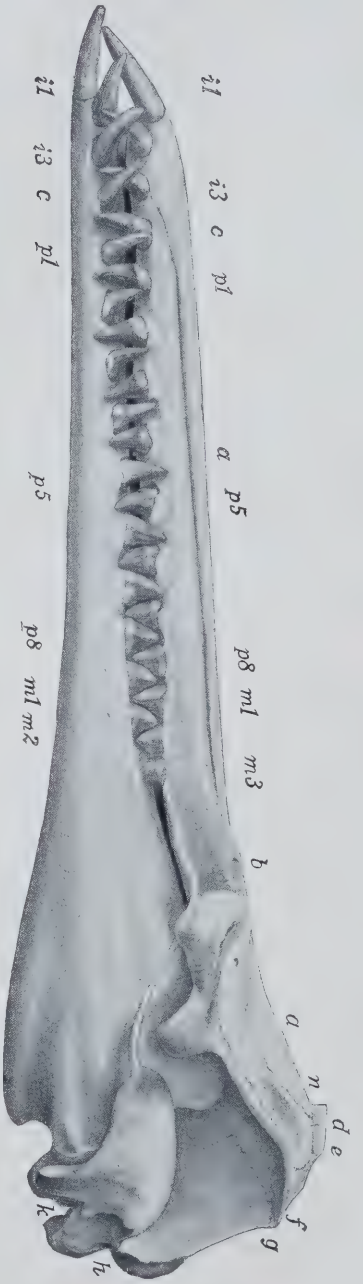


Abb. 203. † Squalodon bariense Jourdan (Denticeti), marines Mittelmiocän, Südfrankreich. Schädel mit Unterkiefer ergänzt, etwa 1 : 6. a sehr langer Zwischenkiefer, b sehr langer Oberkiefer, n vor dem Scheitel liegende Nasenöffnung, d verkümmerte Nasenbeine, e Oberrand des großen oberen Hinterhauptsbeines, f Hinterende des Stirnbeines, g Hinterecke des seitlich gedrängten Scheitelbeines, h Hinterhauptsgelenk, k Ohr-Bulla, i1—3 Schneidezähne, p1—8 Prämolaren, von p5 an zweiwurzelig, letzte hinten zackig, m1—3 Molaren, zweiwurzelig und hinten zackig.

solcher jungtertiärer Zahnwale. Sie haben, ebenso wie die Delphine, ein aus vielen, gleichartigen Kegelzähnen bestehendes Fangrechengebiß, das also sekundär so einfach geworden ist. Bei anderen marinen Zahnwalen des Miocäns wurde aber auch

dieses noch mehr oder minder stark rückgebildet, nämlich bei den Vorfahren Cephalopoden fressender Zahnwale (Schnabel- und Pottwale). Im großen ganzen verlief demnach die Anpassung an das Schwimmleben im Meere wie bei den Fischsauriern unter den Reptilien (S. 297).

Weitaus am besten sind wir über die Stammesgeschichte der so mannigfaltigen Huftiere (Ungulata) unterrichtet, wobei hier natürlich nur das Wesentlichste und Interessanteste vorgebracht werden kann. Bei ihnen bilden primitive, den Urraubtieren sehr ähnliche Formen, wie sie im ältesten Tertiär gefunden sind († Condylarthra und primitive † Amblypoda), den Ausgangspunkt (Abb. 204), primitive kleine Tiere mit vollständigem Gebiß, dessen Molaren drei- bis sechshöckerig waren und mit Füßen, dessen mit stumpfen Endgliedern versehene Zehen dem Boden noch auflagen.

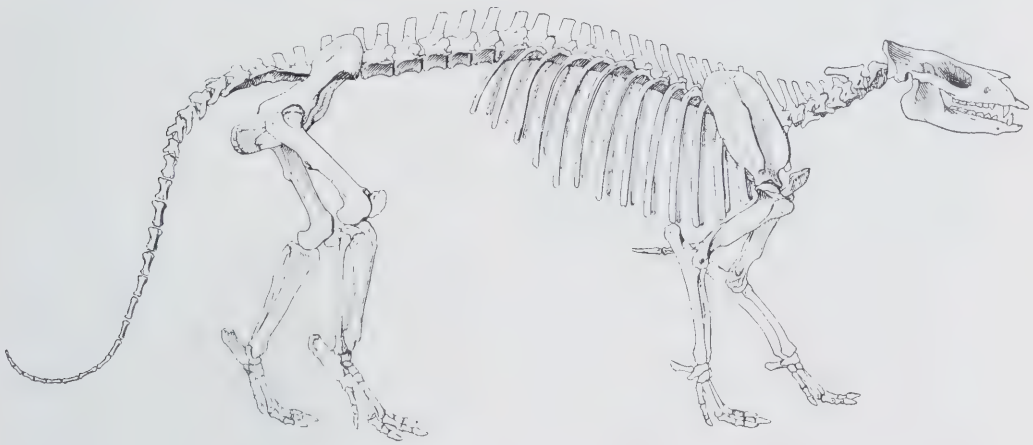


Abb. 204. † Phenacodus primaevus Cope († Condylarthra), Untereocän, Wasatch-Stufe, Wyoming. Skelettrekonstruktion nach einem fast vollständigem Skelett, 1 : 12.

Die Entwicklung während der Tertiärzeit führte dann wesentlich dahin, daß die Schneidezähne meistens schaufelförmig, die Eckzähne oft rückgebildet und die vorderen Backenzähne komplizierter und sehr häufig den Molaren ähnlich wurden, welche bei höherer Entwicklung eine Jochverbindung oder Halbmondform der stumpfen Höcker erlangten und zuletzt durch Nachwachsen bis in hohes Lebensalter hochkronig wurden. Solche Joch- und Halbmondbackenzähne (lopho- und seleno-donte) sind für das Zerkauen von Pflanzen, besonders von harten Gräsern geeignet, für reine Pflanzenfresser deshalb bezeichnend. Der Schädel formte sich nicht nur entsprechend dieser Gebißumbildung und der Großhirnentwicklung um und erwarb, wie bei verschiedenen Stämmen der Monodelphia, eine knöcherne Abgrenzung von Augen- und Schläfenhöhle, sondern wurde bei den höchstspezialisierten Huftieren oft noch durch Fortsätze seiner Oberseite (Höcker, Hörner und Geweihe) bewaffnet. Die Beine schließlich wurden unter Rückbildung seitlicher Zehen, zuerst stets der ersten, dann der fünften usw., und Verstärkung der dritten (Unpaarhufer, Mesaxonia) oder der dritten und vierten (Paarhufer, Paraxonia), Streckung der Mittelfußknochen sowie Verschmelzung mehrerer Knochen und endlich unter Aufrichten der Füße, bis

nur ihre hufbekleideten Endglieder den Boden berühren (unguligrad), zu raschem Lauf, besonders in Grasland und Steppen geeignet.

Wahrscheinlich von den genannten † Condylarthra stammen Huftiere ab, die im südlichen Südamerika vom Eocän an gefunden werden, im Obermiocän dort eine hohe Blüte erreichten und die im Gebiß und den Beinen auffällige Parallelentwicklungen zu den Unpaarhufern, besonders nashorn- und pferdeartigen, aber auch zu den etwas nagetierähnlichen Klippschliefern Afrikas zeigen († Litopterna, † Notoungulata). Viele von ihnen erreichten schon im Miocän ein hochkroniges Stadium ihrer Jochbackenzähne und ein dreizehiges der Füße, ja einige sogar ein einzehiges, wie heute die Pferde, und einige spezialisierte wurden so groß wie Nashörner, aber Waffen in Gestalt von Schädelfortsätzen entwickelten sich nicht in dem Weltteile, wo nur kleine Raubbeuteltiere als Feinde in Betracht kamen. All diese eigenartigen Huftiere starben noch im Jungtertiär oder im Diluvium aus.

Die echten Unpaarhufer (Perissodactyla) entwickelten sich aus der gleichen Stammgruppe in Nordamerika und in der Alten Welt ebenfalls zu großem Formenreichtum. Auch hier bildeten sich die ursprünglich mehrhöckerigen Backenzähne zu Jochzähnen um und die fünfzehigen Füße zu dreizehigen mit stärkster dritter Zehe. Am wenigsten weit spezialisierten sich die Tapire, die, einst in den ganzen Nordkontinenten verbreitet, jetzt sich nur in den Sumpfwäldern Südasiens und Mittel- bis Südamerikas, also in diskontinuierlicher Verbreitung als typische Relikten erhalten.

Eine viel größere Entfaltung gewannen die Nashörner in den Nordkontinenten und seit dem Untermiocän auch in Afrika. Sie drangen aber nie bis Südamerika vor. Schon im Oligocän Asiens erreichten manche der ursprünglich hornlosen Tiere über Elefantengröße und vom Mitteltertiär an bildeten sich bei mehreren die hornigen Waffen auf der Nase und oft auch auf der Stirne aus, die den wenigen, heute noch im Süden der Alten Welt überlebenden ihren Namen verschafften. Daneben gab es in Nordamerika, Asien und Osteuropa zur Alttertiärzeit die Riesentiere († Titanotheriidae), bei welchen sich paarige Knochenfortsätze auf den Nasenbeinen entwickelten, und dann auf den Nordkontinenten die erst im Pliocän ausgestorbenen † Chalicotheriidae, die Scharrkrallen statt Hufen hatten.

Abb. 205. Stufenreihe der Spezialisation des 2. oberen Molaren der Equidae vom Untereocän bis zum Diluvium Nordamerikas; Vergrößerung, Bildung von Halbmonden und Jochen und deren Komplikation, zuletzt Ausfüllung der Kronenvertiefungen durch Zement (nach Osborn aus Abel, 1917).

Am besten kennt man die Entwicklung der Pferde (Equidae), die sich ebenfalls wesentlich auf den Nordkontinenten abspielte, wobei aber im jüngsten Tertiär einige hochstehende Formen auch nach Afrika und bis in den Süden Amerikas vordrangen. Seltsamerweise starben sie dann im Quartär in der Neuen Welt völlig aus und hielten sich in der Alten nur in einer Gattung (Equus), die also auch nur ein Relikt einer im Tertiär blühenden Familie ist. Wie die Abbildungen (Abb. 205

und 206) zeigen, kann man hier im Gebiß und in den Füßen Schritt für Schritt die Umwandlung und das allmähliche Größenwachstum im Laufe der Tertiärzeit verfolgen, wenn man auch von einer geschlossenen Ahnenreihe noch nicht sprechen darf. Die Entwicklung ging von etwa fuchsgroßen, omnivoren Tieren des ältesten Eocäns aus, führte über vier- bis dreizehige, größere Formen des jüngeren Alttertiärs, die in vielem und wohl auch in der Lebensweise den Tropenwald bewohnenden Tapiren glichen, anscheinend mit der im Jungtertiär sich weit verbreitenden Grasland- und Steppenflora zu guten, zuletzt einzehigen Läufern, die mit ihren vom Pliocän an hochkronigen Backenzähnen die harten Steppengräser zerkauen konnten.

Abb. 206. Stufenreihe der Spezialisation des Hinterfußes der Equidae vom Untereocän bis zum Diluvium Nordamerikas; Vergrößerung und Verstärkung der 3. Zehe und Rückbildung der übrigen. 1. Eohippus Untereocän, 2. Mesohippus Oligocän, 3. Parahippus Mittelmiocän, 4. Protohippus Unterpliocän, 5. Neohipparion Unter-Mittelpliocän, 6. Equus Diluvium (nach Osborn aus Abel, 1917).

Erheblich anders als die der bisher besprochenen Huftiere verlief die Entwicklung der Paarhufer (Artiodactyla), bei welchen sich die dritte und vierte Zehe gleich verhalten. Auch hier kam es allerdings bei der Gruppe der Schweine und Flußpferde überhaupt nicht zu starken Umwandlungen, indem vor allem die Backenzähne höckerig, die Füße vierzehig blieben. Im Alttertiär, vor allem der Alten Welt, finden sich aber zahlreiche Paarhufer, die Kohlentiere († Anthracotheriidae) usw., bei welchen erstere etwas selenodont und die Seitenzehen öfters stärker rückgebildet wurden. Vom Obereocän trat sodann eine dritte Gruppe auf, bei der die Backenzähne schon völlig selenodont geworden sind und die Entwicklung viel weiter ging. Sie brachte es bald in der Alten Welt wie in Nordamerika zu sehr großem Formenreichtum, welcher, wenn auch abgeschwächt, noch in der Gegenwart, wenigstens bei den Wiederkäuern, fortbesteht, und drang während der jüngsten Tertiärzeit auch in Südamerika ein (Lamas, Hirsche).

Erwähnenswert ist, daß davon die Kamelartigen (Camelidae), bei welchen die Seitenzehen ganz rückgebildet wurden und die sehr gestreckten Mittelfußknochen der dritten und vierten Zehe zu einem sogenannten Kanonenbein verschmolzen, sich in Nordamerika entwickelten und von da erst im Pliocän sich einesteils nach Südamerika (Lamas), andernteils in die Alte Welt (Kamele) ausgebreitet haben, in ihrer Urheimat aber während des Diluviums ausstarben. Von den eigentlichen Wiederkäuern, bei denen es gleichfalls zur Bildung von Kanonenbeinen kam und überdies noch die oberen Schneidezähne rückgebildet und die Augenhöhlen hinten knöchern abgeschlossen sind, finden sich primitive Vertreter, deren Männchen oft hauerartig vergrößerte, obere Eckzähne hatten, im Miocän Europas und Nordamerikas nicht selten, während jetzt solche nur noch vereinzelt im tropischen Asien und Afrika leben (Zwerghirsche). Erst im jüngeren Miocän kam es dann bei hirschartigen zur Ausbildung sehr einfacher Geweihe auf hohen Fortsätzen (Rosenstöcken)

der Stirnbeine (Abb. 207), wie sie heute nur noch bei den wenigen Muntjaks Süd- und Ostasiens vorkommen, dann erst zur Rückbildung der oberen Eckzähne und unter Erniedrigung der Rosenstöcke zu der seltsamen Vielzackigkeit, die heute noch die meisten Geweihe auszeichnet. Auch hier sind einige wenige Formen während des Pliocäns nach Südamerika vorgedrungen, wo sie nebst den anderen schon erwähnten Huftieren die aussterbende einheimische Huftierfauna (S. 310) ersetzen halfen.

Abb. 207.

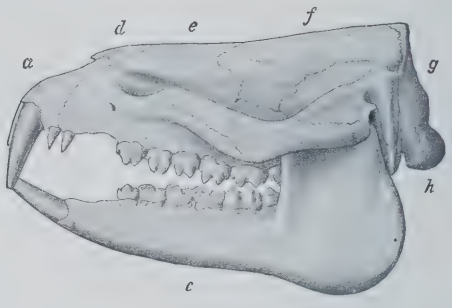


Abb. 208.

Abb. 207. † Dicrocerus elegans Lartet (Cervicornia), unteres Obermiocän, Sansan, Dept. Gers. Stirnbeine mit hohen Rosenstöcken und Gabelgeweih von vorn, 1 : 4,5.

Abb. 208. † Moeritherium Lyonsi Andrews (Proboscidea), fluviomarines Obereocän, Kasr es Sagha-Stufe, Fajum, Ägypten. Schädel mit Unterkiefer rekonstruiert, etwa 1 : 7,5. a Zwischenkiefer mit 3 Schneidezähnen, mittlerer vergrößert, Oberkiefer mit sehr kleinem Eckzahn, Zahnlücke und 6 Backenzähnen, Unterkiefer mit 2 Schneidezähnen, zweiter vergrößert, Zahnlücke und 6 Backenzähnen, d kurzes Nasenbein, e Stirnbein, f Scheitelbein mit Scheitelkamm, g oberes Hinterhauptsbein, h Hinterhauptsgelenk.

Die Entwicklung der Hohlhörner (Cavicornia), die sich wesentlich in der Alten Welt abgespielt hat, und von denen nur wenige zuletzt sich auch nach Nordamerika ausgebreitet haben (Wisente), ist weniger geklärt. Von ihnen finden sich als älteste leider nur ganz ungenügend bekannte Antilopenartige vom Mittelmiocän an und die Entwicklung führte dann insofern weiter, als die Backenzähne vielfach hochkronig wurden (Grasland- und Steppenbewohner), die Hörner sich vergrößerten und am Schädel nach rückwärts verlegten, was bei unseren Rindern (Bos) am weitesten gediehen ist.

Von besonderem Interesse ist die in wesentlichen Zügen klarliegende Entwicklung der Rüsseltiere (Proboscidea). Die ältesten bekannten im Obereocän Ägyptens (Abb. 208) standen primitiven Huftieren noch insofern nahe, als es Tiere von etwa Tapirgröße mit gestrecktem Schädel und fast vollständigem Gebiß waren, in welchem nur je ein Schneidezahn unter Rückbildung der übrigen Vorderzähne hauerartig vergrößert war und die vier Molarenhöcker durch zwei Querjoche verbunden waren. Auch in der Lebensweise dürfte das Tier dem Tapir geglichen haben, außer daß es vielleicht halb amphibisch war. Ein nächstes Stadium führt eine stattlichere Gattung aus dem Oligocän des gleichen Gebietes vor, bei der sich der Schädel und Unterkiefer offenbar unter stärkerer Ausbildung des Rüssels schon elefantenähnlicher gestaltet hatte und vorn nur noch zwei Paare vergrößerter Schneidezähne vorhanden waren

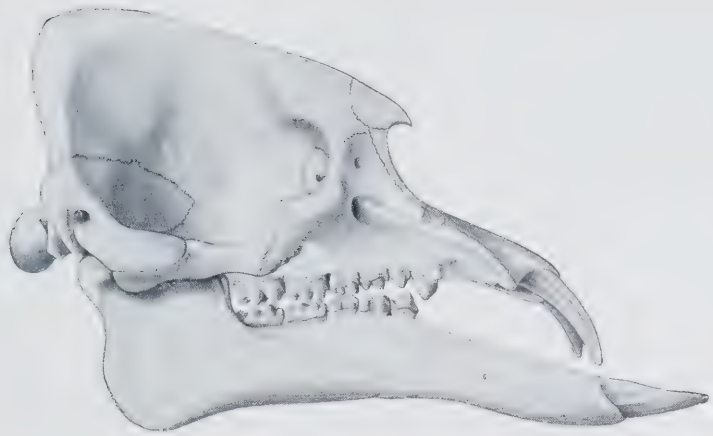


Abb. 209. † Palaeomastodon Wintoni Andrews (Proboscidea), fluviomarines Unteroligicän, Gebel el Katrani-Stufe, Fajum, Ägypten. Schädel mit Unterkiefer eines Individuums ergänzt, 1 : 10. Zwischenkiefer mit hauerartigem Schneidezahn, Oberkiefer mit 6 höckerigen Backenzähnen, Nasenloch zurückgerückt, mit sehr kurzen Nasenbeinen, Hirnschädel sehr hoch gewölbt, Unterkiefer mit langem Vorderende und Stoßzahn darin, mit langer Zahnlücke und 5 höckerigen Backenzähnen.

und die Molaren sich vergrößert hatten durch Auftreten weiterer, durch Querjoche verbundener Höcker (Abb. 209).

Mit Beginn des Jungtertiärs haben sich die Rüsseltiere rasch über den ganzen Norden der Alten Welt bis Nordamerika, ja von da während des Pliocäns sogar mit einer Gattung bis nach dem südlichen Südamerika ausgebreitet. Es war die formenreiche Unterfamilie der † Mastodontinae, bei der sich schrittweise weitere Umbildungen nachweisen lassen. Hier wurde schon im Miocän Elefantengröße erreicht, die unteren Schneidezähne (Stoßzähne) nebst dem Kiefervorderende rückgebildet, die oberen aber zu Stoßzähnen vergrößert, die zuerst noch abwärts gebogen, dann gerade und zuletzt aufgebogen wurden; die Backenzähne nahmen an Größe sehr zu durch Vermehrung der Höcker- und Jochzahl bis auf sechs, so daß der normale Zahnwechsel schwand und nur noch ganz wenige gleichzeitig funktionieren konnten (Abb. 210). Derartige Tiere lebten neben anderen, eigenartig spezialisierten, in der Alten Welt bis in das Pliocän, in Amerika aber noch im Diluvium.

Aus Asien kennt man dann ein pliocänes bis diluviales noch höheres Stadium, bei dem die sehr großen Backenzähne 6—12 schmale Querjoche besaßen, deren Quertäler sich mit Zahnzement (dichter Knochen) auszufüllen begannen. Endlich traten im obersten Pliocän der Alten Welt die Elefanten selbst auf, die sich während

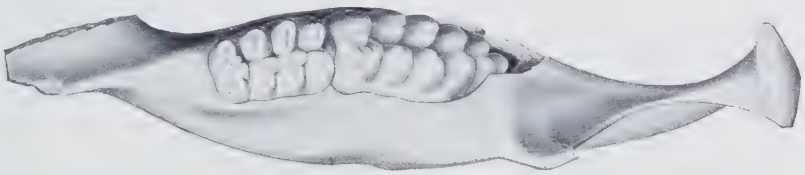


Abb. 210. † Tetralophodon longirostris Kaup (Proboscidea), Unterpliocän, Belvedere-Schotter, Stättenhof, Niederösterreich. Linker Unterkieferast von oben, 1 : 8. Vorderende mit kleinem Stoßzahn abgebrochen, 2. Molar mit 4 Höckerquerreihen etwas abgekaut, 3. Molar mit 5 noch nicht ganz aus dem Kiefer nachgerückt.

des Diluviums bis Nordamerika ausbreiteten, schließlich aber bis auf zwei im Süden der Alten Welt noch lebende Arten ausstarben. Bei ihnen hat die Backenzahnentwicklung den Höhepunkt erreicht, indem 7—30 hohe Querjoche auftreten und alle Kronenvertiefungen mit Zement erfüllt sind, so daß zum Zerreiben belaubter Äste vorzüglich geeignete Kauorgane ausgebildet sind.

Von ähnlichen Formen, wie es die ältesten Proboscidea waren (Abb. 208, S. 312), leiten sich endlich wohl die dem Wasserleben als Pflanzenfresser angepaßten Seekühe (Sirenia) ab, bei welchen man gleichfalls wenigstens die Hauptzüge der allmählichen Entwicklung der einen östlichen Familie (Dugongs, Halicoridae) kennt. Hier hatten die ältesten im Mitteleocän gefundenen Formen noch ein ziemlich vollständiges Gebiß und noch wenig rückgebildete Hinterbeine (Abb. 211B), obwohl sie schon in marinem Seichtwasser lebten. Im Mittel- und Jungtertiär, vor allem Europas, kann man dann verfolgen, wie die Vorderzähne bis auf zwei obere, zu Stoßzähnen vergrößerte Schneidezähne schwanden und die Backenzähne unter Vermehrung ihrer Zahl etwas rudimentär wurden, was zuletzt zu dem Zustand geführt hat, daß bei der im 18. Jahrhundert ausgerotteten Stellerschen Seekuh alle Zähne zugunsten von hornigen Platten, die zum Zerquetschen der weichen Nahrung dieser Tiere genügten, geschwunden waren. Vor allem aber zeigt die abgebildete Beckenreihe (Abb. 211), klar die Rückbildung der Hinterbeine an, die hier ja ebenso wie bei den Walfischen, wo man sie leider noch nicht derartig verfolgen kann, viel weiter geht als bei den Fischsauriern (S. 297, Abb. 194).

Abb. 211. Stufenreihe der Rückbildung des Halicoridenbeckens vom Mitteleocän bis zur Gegenwart. A † Moeritherium, Obereocän, Ägypten, primitivster Proboszidier, 1 : 12, zum Vergleich mit B † Eotherium aegyptiacum Owen, marines Mitteleocän, Ägypten, 1 : 6; C † Eosiren libyca Andrews, fluviomarines Obereocän, Ägypten, 1 : 6; D † Halitherium Schinzi Kaup, marines Mitteloligocän bei Mainz, Hessen, 1 : 8; E † Metaxytherium Petersi Abel, marines Obermiocän bei Wien, 1 : 8; F Halicore australis Owen, lebend im Indopazifischen Ozean, 1 : 6. Das älteste Becken ist dem eines primitiven Landsäugetieres ähnlich, das Hüftbein a und Sitzbein wird nur verhältnismäßig kleiner, das Schambein b, die zu ihm reichende Spange c und die Hüftgelenkgrube d werden allmählich rückgebildet.

Was schließlich die Herrentiere (Primates) anlangt, so hat die Kenntnis ihrer Vorgeschichte in den letzten Jahrzehnten sehr große Fortschritte gemacht. Die heute niedersten, die auf den Süden der Alten Welt und besonders auf Madagaskar beschränkten Halbaffen (Prosimiae) unterscheiden sich von primitiven Insectivora wenig, vor allem darin, daß sie jederseits nur noch zwei Schneidezähne und drei Prämolaren haben, daß die Augenhöhlen hinten knöchern umgrenzt und die ersten Zehen opponierbar sind. Sie zeigen aber fast alle im Vordergebiß und in den Fußwurzeln eigenartige Spezialisierungen. Im Alttertiär Europas und Nordamerikas fand sich nun eine ziemliche Anzahl von Verwandten dieser Halbaffen, ein Beweis,

daß sie eine alte, einst weitverbreitete Gruppe sind. Dabei waren aber auch Formen, welche jene Spezialisierungen nicht zeigten und zum Teil noch die primitive Zahl von vier Prämolaren hatten, also sich im wesentlichen an primitive Monodelphia anschlossen (Abb. 212). An den Molaren dieser Halbaffen kann man alle Übergänge von typischen Trigonen zu Vier- und Fünfhöckerzähnen finden, also zu Stadien, wie sie für die höheren Primaten bezeichnend sind.

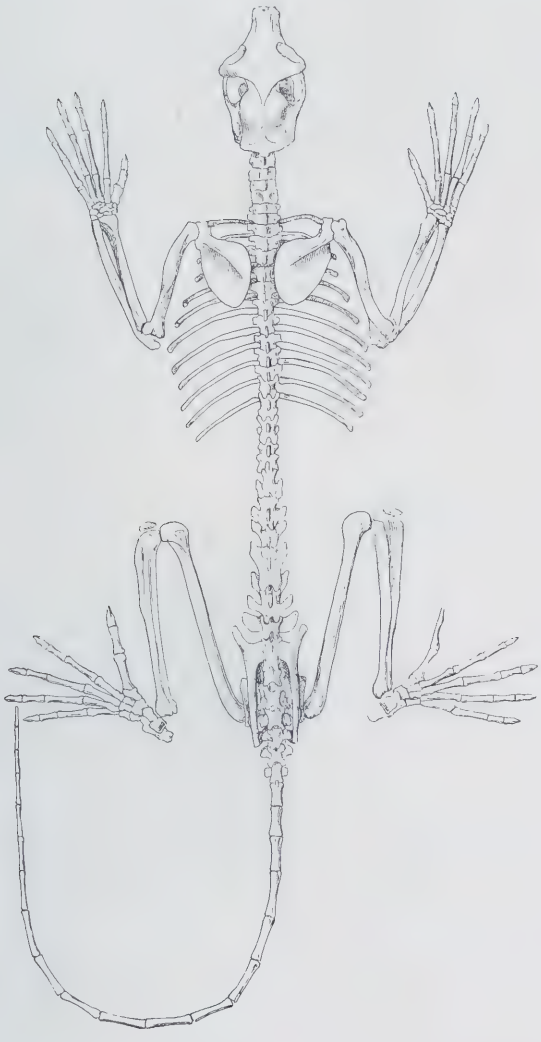


Abb. 212.

Bei diesen sind wir leider über die Vorläufer sowohl der südamerikanischen (Platyrhini) als der altweltlichen Affen (Cynopithecidae) noch äußerst wenig unterrichtet. Denn von ersteren wissen wir nur, daß sie schon zur Obermiocänzeit in Patagonien lebten, und von den letzteren auch fast nur, daß sie z. T. in Gattungen, die zwischen den heutigen Hunds- und Schlankaffen vermitteln, im Pliocän und Diluvium Afrikas, Europas und Asiens verbreitet waren.

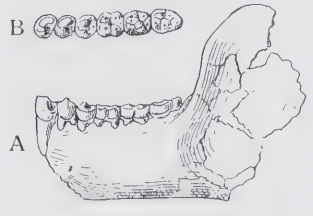


Abb. 213.

Abb. 212. † Notharctus Osborni Gregory (Prosimiae), Mitteleocän, Bridger Stufe, Wyoming. Skelett eines Individuums ergänzt, 1 : 3 (aus Gregory, 1920).

Abb. 214. † Propliopithecus Haeckeli Schlosser (Simiae), Unteroligocän, Gebel el Katrani-Stufe, Fajum, Ägypten. A Unterkiefer mit Eckzahn und 5 Backenzähnen, Vorder- und Hinterende fehlt; B Zähne von oben (aus Schlosser, 1910).

Von größter Bedeutung ist aber, was uns über die Vorgeschichte der dem Menschen nahestehenden südasiatischen Gibbons (Hylobatidae) und südasiatischen und afrikanischen Menschenaffen (Simiidae) bekannt ist, wenn es sich fast nur auf Gebißreste beschränkt, da leider noch keine vollständigen Schädel und nur sehr selten dürftige

sonstige Skeletteile gefunden sind. Die ältesten, im Unteroligocän Ägyptens gefundenen Unterkieferreste (Abb. 213) bezeugen hier schon die Existenz mehrerer kleiner Formen, die zum Teil Übergangsmerkmale von primitiven, eocänen Halbaffen zu Gibbons zeigen. Weitere Gebißreste im Jungtertiär Europas und Südasiens führen uns dann nicht nur Vorläufer der Gibbons vor, sondern auch solche von Menschenaffen, besonders der afrikanischen. Vor kurzem im Pliocän Nebraskas gefundene Backenzähne scheinen ganz unerwarteterweise sogar die einstige Anwesenheit von Menschenaffen auch in Nordamerika zu erweisen. Es ist aber nicht nur gesichert, daß zur Jungtertiärzeit Gibbons und die noch höherstehenden Menschenaffen formenreicher und sehr

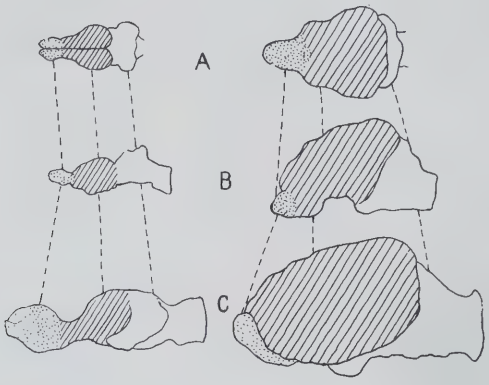


Abb. 214. Hirnhöhlenausgüsse von untereocänen und lebenden Säugetieren. Der Ausguß der Riechhirnhöhle (Riechlappen) ist punktiert, der des Großhirnraumes gestrichelt, der des Kleinhirnes und verlängerten Markes weiß. A von oben Carnivora: † Arctocyon († Creodontia) und Canis (Fissipedia). B seitlich † Phenacodus († Condylarthra) und Sus (Artiodactyla). C seitlich † Coryphodon († Amblypoda) und Rhinoceros (Perissodactyla) (aus Osborn, 1906).

viel weiter verbreitet waren als jetzt, sondern auch äußerst wahrscheinlich, daß darunter solche gefunden sind, die zu den Menschen (Hominidae) selbst überleiten. Von diesen selbst sind einwandfreie Nachweise erst vom ältesten Diluvium der Alten Welt an zu erbringen. Darüber wird an anderer Stelle dieses Werkes berichtet.

Fassen wir schließlich das Allerwesentlichste über die Entwicklung der Säugetiere zusammen, so scheint es, als ob sie zwar schon früh zu Beginn des Mesozoikums aus † Theromorpha hervorgegangen sind (S. 296), aber in dieser Ära sich nur wenig weiterentwickelt haben. Jedenfalls spielten sie neben den herrschenden Reptilien eine äußerst bescheidene Rolle. Nachdem aber diese Herrschaft am Ende der Kreidezeit allenthalben zusammengebrochen war und die Blütenpflanzen schon ihre Fülle so ziemlich erreicht hatten, fing mit dem Beginn des Känozoikums eine erstaunliche Entfaltung der Säugetiere und besonders der Monodelphia an, so daß sie uns bereits im Eocän als Herren auf dem Lande, als Meeresbewohner und auch im Luftreiche entgegentreten. Trotz vielfach hoher Differenzierung, und obwohl manche spezialisierte Formen schon im Alttertiär auftraten, kam es aber zum Höhepunkt der Mannigfaltigkeit erst zur Obermiocänzeit, und die höchsten Spezialisierungen erschienen erst vom Mitteltertiär an. Gegen Ende des Tertiärs nahm dann die Mannigfaltigkeit schon ab, und im Quartär, aus dem auffällig viele Riesenformen bekannt sind,

ſtarben nicht nur viele Formen aus, ſondern wurden auch zahlreiche in ihrer geographiſchen Verbreitung mehr oder minder ſtark eingeſchränkt. Der Menſch der hiſtoriſchen Neuzeit hat ſchließlich leider ſchon zuviel zur Verarmung der Säugetierfaunen beigetragen.

Eine Hauptrolle ſpielte bei dieſer Entwicklung der Säugetiere die Höherentwicklung des Großhirnes (Abb. 214), ſehr oft begleitet von einer ſtarken Rückbildung der Geruchsorgane, ferner die Ausbildung der Kauwerkzeuge und die der Beine, letzteres beides meiſt im Zuſammenhange mit der ſchon wiederholt hervorgehobenen Anpaſſung an Pflanzennahrung. So hohe Spezialiſierungen wie bis in das hohe Alter oder zeitlebens fortwachſende Zähne und Fortſätze auf dem Schädeldache, und umgekehrt auch ſolche Zehenreduktionen bis auf zwei oder eine, kamen gerade bei den Pflanzenfreſſern zuſtande. Jene Großhirn- und damit Intelligenzentwicklung mag wohl weſentlich dazu beigetragen haben, daß die Säugetiere ſelbſt bei einſeitiger Spezialiſierung ſich als lebensfähiger erwieſen haben als die Reptilien, bei welchen das Hirn, wie Hirnhöhlenausgüſſe gerade der höchſtſpezialiſierten † Dinosauria erweiſen, auffallend klein blieb.

III. Schlußwort.

Zum Schluſſe müſſen aus der Fülle der Einzelheiten wenigſtens die wichtigſten Tatſachen kurz hervorgehoben werden, welche uns über die Entwicklung der Tierwelt bekannt ſind. Eine Haupttatſache iſt zunächſt, daß bereits zu Beginn des Paläozoikums, wie die eingangs, Seite 249 gegebene Tabelle zeigt, dieſe Entwicklung ſchon ſehr weit fortgeſchritten war; denn alle großen Tierſtämme bis auf die Wirbeltiere und zahlreiche Klaſſen der Wirbelloſen ſind im Kambrium nachgewieſen. Ihre Differenzierung muß alſo in der vorkambriſchen Zeit des Algonkiums und Archäikums, von der wir wiſſen, daß ſie außerordentlich lang war, aber aus der uns nur höchſt ſeltene und dürftige Foſſilreſte bekannt ſind, ſtattgehabt haben.

Da wir aus eingangs, Seite 248, erwähnten Gründen nur die Meeresfaunen des Altpaläozoikums mit ſpäteren vergleichen können, ſo iſt ferner feſtzuſtellen, daß darin primitivere Gruppen von Wirbelloſen ſchon während des Altpaläozoikums ſehr mannigfaltig waren und großenteils formenreicher als ſpäter, z. B. Brachiopoda (S. 256), Crinoidea (S. 260), Nautiloidea (S. 273), wozu noch ſpäter ausgeſtorbene kamen, wie † Graptolithi (S. 254), † Conularioidea (S. 255), † Cystoidea (S. 260) und † Trilobita (S. 278). Es war alſo zweifellos eine Fülle von zum Teil ſtark verſchiedenen Formen vorhanden, die ſich gewiß bei weiterem Wiſſensfortſchritte noch erheblich vermehren wird. Ebenſo geſichert iſt aber auch, daß die abgeſtufte Mannigfaltigkeit und Differenzierung der Tierwelt der Meere im Laufe der Zeiten zugenommen hat; denn damals waren eben doch nur primitivere Tiergruppen vorhanden, wenn ſchon dabei ſo hochorganiſierte wie Weichtiere (S. 266), Krebſe (S. 278) und Merostomata (S. 281) nicht ſelten waren; aber ſpäter traten allmählich immer höherſtehende Klaſſen und Gruppen der genannten Stämme dazu, neben welchen die primitiveren, wenn auch an Formenmenge verarmt oder gar nur in Relikten, großenteils fortbeſtehen. Am klarſten ergibt ſich das bei den

Schnecken (S. 269ff.) und den Krebsen (S. 278ff.), wo im Känozoikum sogar noch eine Fülle höchst verschiedener, niederer Krebse neben den mannigfachen höheren (vor allem Decapoda) das Meer bevölkern, so daß der Ausfall der † Trilobita überreichlich ausgeglichen erscheint.

Eine besonders wichtige Frage ist, ob wirklich eine Höherentwicklung stattgefunden hat. Eine Vervollkommnung der Tiere darf man nun nicht nur in der zunehmenden Komplikation ihres Baues, also in der Differenzierung ihrer Teile (Organe), in zunehmender Arbeitsteilung sehen, sondern es muß noch eine Konzentrierung, eine geschlossenere Organisation des Ganzen, dazu kommen. Eben deshalb ist bei der Beurteilung der Organisationshöhe eines mehrzelligen Tieres die Beschaffenheit seines Zentralnervensystems so ausschlaggebend und erscheint uns ein Weichtier oder gar Gliederfüßer als viel höherstehend, als etwa ein Nesseltier oder auch Stachelhäuter. Zunehmende Anpassung an eine bestimmte Lebensweise und damit Spezialisierung, die oft zu starker Differenzierung, oft aber auch, z. B. bei festsitzenden Tieren und besonders bei Parasiten, zu Rückbildungen und Vereinfachung des Baues führt, ist also mit Vervollkommnung nicht zu verwechseln.

Eine Reihe von Entwicklungen, deren Stadien wir fossil finden, ist demnach nicht einfach als Höherentwicklung zu bezeichnen, nur als zunehmende Spezialisierung. Es sei hier vor allem die allmähliche Körpervergrößerung erwähnt, die wir bei so vielen Tiergruppen, von den einzelligen Foraminiferen an (S. 250) bis zu den Säugetieren feststellen können, daß man von einer Regel sprechen darf. Dabei treten Riesen zur Zeit des Höhepunktes der Gruppe oder nach ihm auf. Auch die Erreichung größerer Beweglichkeit gehört zu den Spezialisierungen; wir fanden sie z. B. unter den † Graptolithi in planktonischen Formen gegen die ursprünglich festgehefteten (S. 254), bei Stachelhäutern in den schwimmenden Antedonidae sowie in den im Schlamm wühlenden Irregularia gegenüber den gestielten Seelilien und den trägen Regularia (S. 261 und 266), vielleicht auch bei den ursprünglich kriechenden Schnecken in den planktonischen Heteropoda und Pteropoda (S. 270), und bei vielen Wirbeltieren, besonders in den Knochenfischen gegenüber den gepanzerten Ganoidfischen (S. 292) und in den trefflichen Läufern unter den Raubtieren und Huftieren (S. 310) gegenüber den Insektenfressern.

Auch die Verringerung und damit größere Konstanz der Anzahl von gleichartigen Skeletteilen, z. B. der Äste von Stöckchen gewisser † Graptolithi (S. 254), von Interambulakraltafelreihen bei Pelmatozoa (S. 261) und Seeigeln (S. 265), von Schloßzähnen bei Muscheln (S. 267), von Schädeldachknochen und Zähnen bei den Vierfüßern (S. 294ff.), sowie überhaupt die Erreichung größerer Regelmäßigkeit, z. B. in der Täfelung bei Pelmatozoa (S. 259 und 261), in der Segmentierung bei Krebsen (S. 279ff.) und in der Hautknochenpanzerung der Wirbeltierschädel von den Quastenflossern bis zu den Säugetieren (S. 293 und 304), ist im obigen Sinne für sich allein noch keine Vervollkommnung.

Bedeutungsvoller in dieser Beziehung ist die so sehr häufig zu findende Komplizierung, so bei den vielkammerigen Foraminifera (S. 250), im Armgerüste der Brachiopoda (S. 257/8), in den Ambulakralfeldern der Seeigel (S. 264ff.), den Siphonen

der Muscheln (S. 267ff.) und Schnecken (S. 270), in der Sutur der † Ammoniten (S. 274/5) und in ihrer Verzierung ebenso wie in der von Schnecken usw.

Besonders wichtig ist endlich der Nachweis zunehmender Konzentration, z. B. bei Stockkorallen durch Entwicklung von gemeinsamen Weich- und Hartteilen und zuletzt durch unvollkommene Trennung der Individuen (S. 253), sowie durch innigere Verbindung von Tier und Skelett bei den Perforata (S. 254), ferner durch Involutwerden bei Schnecken und besonders von Nautilus gegenüber † Orthoceras (S. 273), ebenso bei vielen † Ammoniten (S. 275), von Sepioidea gegenüber † Belemnoidea (S. 277), von Krabben gegenüber langschwänzigen Krebsen (S. 281), vom Molukkenkrebs gegenüber paläozoischen Merostomata (S. 283), von Spinnen und Insekten mit gedrungenem Hinterleib gegenüber Skorpionen (S. 284) und † Palaeodictyoptera (S. 285). Die höchste Konzentration finden wir endlich bei Wirbeltieren in der Hirnentwicklung, die, wenigstens bei einer Anzahl von fossilen Reptilien und tertiären Säugetieren (S. 316, Abb. 214), an Steinkernen von Hirnhöhlen deutlich wird.

Was die Art des Entwicklungsverlaufes anbelangt, so ist noch sehr viel unklar und strittig, vor allem, weil wir ja nicht die Vorgänge selbst, sondern nur die Stadien, festgelegt in den fossilen, zeitlich sich folgenden Formen, beobachten können, und mit einer gewissen Willkür diese aus der überlieferten Formenfülle auswählen und aneinanderreihen müssen. Ob z. B. starke Verzweigung (stammbaumartig) oder Parallelentwicklung (buschartig) die Hauptrolle spielte, ob stets feinste, gestaltliche Übergänge vorkamen oder sprungweise Entwicklung, ob sie stetig verlief oder ruckweise, rasch oder langsam, ob Spezialisierungen wieder rückgängig werden konnten oder nicht usw., bedürfte eingehender Erörterung. Es würde dies aber hier zu weit führen, es sollte ja nur versucht werden, die Hauptzüge der Entwicklung der größeren Tiergruppen vom Kambrium bis zur Gegenwart einigermaßen klarzulegen, unbekümmert darum, wie wohl die Entwicklung im Einzelnen verlief und auch darum, ob die als Vorläufer jüngerer Tiergruppen angeführten älteren Gruppen in ihren bisher bekannten Vertretern sich auch als Ahnen völlig eignen würden.

So ist schließlich nur noch hervorzuheben, daß bei all den Entwicklungen Änderungen in der Form und in den Größenverhältnissen schon vorhandener Organe und Organteile besonders häufig sind, ferner Verschmelzungen von Einzelteilen, z. B. Platten bei Stachelhäutern (S. 264) und Knochen bei Wirbeltieren, und sehr oft Rückbildungen, z. B. von Panzern in der Kelchdecke der Seelilien (S. 260), bei Echinothuriidae unter den Diadematida (S. 264), der Ganoidschuppen bei Teleostomi (S. 290) und Lurchfischen (S. 292), der Hautknochen bei Seeschildkröten (S. 297), ferner des Gebisses der irregulären Seeigel (S. 264), der Perlmutterschicht bei Muscheln (S. 269) und Schnecken (S. 271), des vorderen Schließmuskels bei Muscheln (S. 268), der Schale bei Dibranchiata (S. 276), der Hinterbeine bei Fischsauriern (S. 297), Walfischen (S. 307) und Seekühen (S. 314, Abb. 211), der seitlichen Zehen bei laufenden Huftieren (S. 311, Abb. 206) und besonders häufig von Zähnen bei Säugetieren (S. 306ff.).

Vermehrung der Zahl eines Skelettelementes ist dagegen seltener zu beobachten, wie die der Loben und Sättel in der Sutur von † Ammoniten (S. 274/5), der Zehenglieder in Flossen bei † Sauropterygia und Fischsauriern (S. 297), und von

und von Backenzähnen bei Zahnwalen (S. 308) und Seekühen (S. 314) und der Zahnhöcker bei Säugetieren (S. 305ff.).

Neubildung von Organen ist natürlich zwar oft anzunehmen, z. B. das Kanalsystem bei porösen Foraminifera (S. 250, Abb. 122), gemeinsame Weich- und Hartteile und Säulchen bei Korallen (S. 252), Schloß, Stiellochplättchen und verkalktes Armgerüst bei Brachiopoda (S. 257ff.), Hafträndер bei Amphineura (S. 266), paarige Gliedmaßen bei niedersten Wirbeltieren (S. 287) und Geweihe und Hörner bei vielen Huftieren (S. 309ff.); aber leider ist es, abgesehen von sehr wenigen Fällen, z. B. bei den Hörnern gewisser alttertiärer Unpaarhufer, noch nicht gelungen, diesen besonders wichtigen Vorgang in geschlossenen Reihen von Stadien zu verfolgen.

Es muß eben zum Schlusse wie in der Einleitung betont werden, daß wir in der Paläontologie noch am Anfange unseres Wissens stehen und daß wir auch von fossil wohl erhaltungsfähigen Tierformen, die einst gelebt haben, erst einen sehr kleinen Bruchteil leidlich gut kennen.

* * *

Vierter Teil

Die heutigen Lebensformen

Von Prof. Dr. C. Schäffer

Gliederung des vierten Teiles

Seite

I. Die Verteilung der Organismen über die Erde und ihre Ursachen (Biogeographie) 323

A. Die Landorganismen 323
a) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Pflanzen . 325
b) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Pflanzenwelt . 343
c) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Tiere . . 376
d) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Tierwelt . . 386
e) Einige Ergebnisse und Probleme der genetischen Biogeographie 404
B. Die Lebewelt des Wassers 428
Das Meer 430

II. Die Beziehungen der Organismen zueinander 449

A. Beziehungen im Dienste der Fortpflanzung. 449
a) Beziehungen der Geschlechter im Pflanzenreich . . . 449
b) Beziehungen der Geschlechter im Tierreich 464
c) Fürsorge für die Nachkommen im Tier- und Pflanzenreich 469
B. Ernährungsbeziehungen zwischen den Organismen . . . 485
a) Ernährungsbeziehungen bei Wasserorganismen 485
b) Die Ernährung der Landtiere 490
c) Schutz- und Trutzmittel der Pflanzen und Tiere . . . 491
d) Tierfangende Pflanzen 507
e) Das Schmarotzertum 510
C. Lebensgemeinschaft 520
a) Lebensgemeinschaft von Tieren derselben Art 520
b) Wohngemeinschaft verschiedener Arten 533
c) Symbiose 538
Rückblick und Ausblick 550

I. Die Verteilung der Organismen über die Erde und ihre Urſachen (Biogeographie).

A. Die Landorganismen.

Schon ein flüchtiger Blick auf die Pflanzendecke und die Tierwelt der Erde lehrt, daß der Charakter der Lebewelt verſchiedener Gegenden der Erdoberfläche oft ein ganz verſchiedener iſt. Ein Teil dieſer Verſchiedenheit läßt ſich ohne weiteres als Folge klimatiſcher Unterſchiede verſtehen, vor allem als Folge verſchiedener Temperaturen. So finden wir gewiſſe Pflanzen, wie die Palmen, Bananengewächſe (Muſazeen), Ananasgewächſe (Bromeliazeen), Bambusgräſer, Baumfarne, ferner Tiere, wie die großen Katzenarten, die meiſten Affen, die Kolibris uſw. faſt ganz auf tropiſche und ſubtropiſche Gegenden beſchränkt. Umgekehrt ſind Eisbär, Polarfuchs und viele Schwimmvögel auf die Polarzone oder ihre Nachbargebiete angewieſen, weil eben dem dort herrſchenden Temperaturmittel ihre Organiſation am beſten entſpricht, ganz abgeſehen von anderen dabei mitwirkenden Faktoren, wie vor allem Nahrungsreichtum. Nun zeigen aber entſprechende Tropengebiete verſchiedener Erdteile in Flora und Fauna trotz gleichen oder ähnlichen Klimas oft die größten Unterſchiede. Wir brauchen nur an die bekannte Tierwelt Afrikas mit Löwe, Giraffe, Gorilla und Schimpanſe zu denken, und an Südamerika auf der anderen Seite, dem nicht nur dieſe Tierformen fehlen, ſondern das auch zum Teil ganz abweichende Tiergruppen zur Entwicklung gebracht hat, wie z. B. die Breitnaſenaffen (die „Affen der Neuen Welt"), die Gürteltiere, die Kolibris. Und in der Pflanzenwelt zeigt ſich das gleiche, wenn wir beiſpielsweiſe die Ananasgewächſe ganz und die Kakteen faſt ganz auf Amerika beſchränkt finden.

Solche und ähnliche Tatſachen führen zu der Erkenntnis, daß außer den klimatiſchen Verhältniſſen und den beſonders für die Pflanzen wichtigen Bodenbedingungen vor allem auch die trennenden Verbreitungsſchranken für den Charakter der Lebewelt ausſchlaggebend ſind. Offenbar haben ſich die einzelnen Tier- und Pflanzengruppen auf durchaus beſchränktem Gebiete zu entwickeln begonnen. Indem ſie von dieſen ihren Entſtehungszentren her ſich ausbreiteten, trafen ſie auf Verbreitungshinderniſſe, wie Ozeane, Wüſten und hohe Gebirge, vor denen ſie haltmachen mußten, wenn auch bisweilen einzelne von ihnen es fertig brachten, ſelbſt ſolche Hinderniſſe zu überwinden. Die Schmiegſamkeit ihrer Organiſation aber ermöglichte es in vielen Fällen, daß ſie ſich den beſonderen Bedingungen ihres jeweiligen Einwanderungsgebietes anpaßten. Danach ſind es zwei Faktoren ganz verſchiedener Art, welche das Bild der Bevölkerung eines Gebietes beſtimmen,

nämlich einmal die Gestaltung der Erdoberfläche, insofern sie trennend auf die in der Entwicklung begriffenen Gruppen der Tier- und Pflanzenwelt wirkt, sodann die Fähigkeit der Lebewesen, sich auszubreiten und sich etwaigen neuen Lebensbedingungen (ökologischen Bedingungen) anzupassen. Die Frage nach der Entstehung der heutigen Tier- und Pflanzenverbreitung wäre nun verhältnismäßig leicht zu beantworten, wenn nicht beide Faktoren im Laufe der Zeit großen Veränderungen und Schwankungen unterworfen gewesen wären. Nicht nur hat sich die Verteilung von Land und Wasser im einzelnen vielfach geändert, was ja aus dem Auftreten mariner Ablagerungen auf den heutigen Festländern ohne weiteres hervorgeht, sondern es haben auch offenbar in vergangenen Erdperioden Verbindungen zwischen den heute voneinander getrennten Kontinentmassen bestanden. Außerdem aber haben auch weitgehende Klimaschwankungen stattgefunden. Die Folge von beiden ist, daß es nicht genügt, wenn man seine Schlüsse unter Berücksichtigung der heutigen Verhältnisse zieht. Vielmehr müßte man zum vollen Verständnis des Gewordenen auch eine genaue Kenntnis der Entwicklung der Erdoberfläche, einschließlich der Kontinentbildung, besitzen, sowie ein ebenso genaues Wissen von den früheren Klimaten der einzelnen Oberflächengebiete. Hier läßt uns nun aber die Geologie und die Klimatologie, letztere aus leicht begreiflichen Gründen in noch höherem Grade, im Stich, und wir befinden uns in der bedauerlichen Lage, daß wir eigentlich erst aus den zu erklärenden Erscheinungen der Tier- und Pflanzenverbreitung heraus Rückschlüsse hypothetischer Art bezüglich der Entwicklung von Kontinenten und Klimaten zu ziehen vermögen. Die Biologie muß also, statt auf dem gesicherten Grunde anderer Wissenschaften zu bauen, zum Teil selbst erst diese Grundlagen in Gestalt von Hypothesen schaffen, indem sie z. B. frühere Landverbindungen zwischen Afrika und Südamerika, zwischen Europa und Nordamerika annimmt, oder für Grönland auf Grund von Pflanzenfunden ein warmes Klima in der Tertiärzeit. Etwas besser als mit der Geologie steht es um die Paläontologie in ihrer Eigenschaft als Hilfswissenschaft der Biographie. Ein reiches Material fossiler Funde aus dem Tier- und Pflanzenreiche ist im Laufe von etwa $1^1/_2$ Jahrhunderten zusammengebracht worden, und manche Verbreitungsfrage ist dadurch geklärt. Als Beispiel seien hier nur die Beuteltiere erwähnt, die heute ganz auf Australien und Nachbargebiete, sowie auf Südamerika beschränkt sind. Fossile Funde lehren jedoch, daß diese tiefstehenden Säugetiere in der Kreide und im Tertiär über die ganze Erde verbreitet waren, daß also ihr heute getrenntes Vorkommen sich durch Aussterben in den übrigen Gebieten erklärt.

Aus den bisherigen Ausführungen ergibt sich, daß die historische Richtung, obwohl sie der älteste Zweig der Biogeographie ist, sich immer noch großen Schwierigkeiten und Unsicherheiten gegenübersieht, Schwierigkeiten, die sich vor allem daraus ergeben, daß hier etwas über die Vergangenheit der Organismenwelt ausgesagt werden soll. Demgegenüber ist der auf die Gegenwart gerichtete, jüngere ökologische Forschungszweig in bedeutend günstigerer Lage, um so mehr, als er unter Umständen auch das Experiment heranzuziehen vermag. Mit der ökologischen Richtung seien deshalb auch unsere Besprechungen begonnen. Daß wir dabei zunächst Pflanze und Tier gesondert betrachten, hängt mit der so verschiedenen Reaktionsweise beider Organismengruppen gegenüber den Faktoren der Umwelt zusammen.

a) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Pflanzen.

Wenn wir die Pflanzenwelt hier in den Vordergrund rücken, so läßt sich das geschichtlich begründen; denn es war zuerst die Pflanze, auf welche man das geographische Prinzip anzuwenden versuchte, und kein Geringerer als Alexander von Humboldt, der letzte Naturforscher, dem es gelang, mit seinem Geiste das gesamte Wissen von der Natur zu umspannen, kann als der Hauptbegründer der Pflanzengeographie gelten.

Abb. 215. Sauerklee (Oxalis acetosella).
Vorn: beschattet. Hinten: im hellen Sonnenlicht.

Freilich war seine Betrachtungsweise notgedrungen noch „physiognomisch", d. h. an der äußeren Erscheinung haftend. Es fehlte eben damals noch an einer Pflanzenphysiologie im heutigen Sinne und folglich auch an einer ausreichenden Kenntnis der ursächlichen Beziehungen zwischen Pflanze und Umwelt (Ökologie). Diese Beziehungen aber sind es, die heute der Lehre von der Pflanzenverbreitung eine ihrer wichtigsten Grundlagen liefern. Darum seien im folgenden zunächst die Bedingungen dargestellt, von denen die Verteilung der Pflanzenarten abhängt, oder denen diese Pflanzenarten sich anpassen mußten, um im Kampfe ums Dasein zu bestehen.

Die Wärme. Da schon bei etwa 45° C ein Teil der Eiweißstoffe gerinnt, so stellt für viele Organismen diese Temperatur eine obere Lebensgrenze dar, die nur ausnahmsweise noch weiter nach oben verschoben werden kann. So leben z. B. Bakterien und Spaltalgen in gewissen heißen Quellen Amerikas noch bei Temperaturen über 80° C. Eine Erhöhung der Widerstandsfähigkeit gegen Hitze wird in vielen Fällen durch Entwässerung des Protoplasmas erreicht. Beispielsweise

können manche Samen in völlig trockenem Zustande auch um 100° C herum noch ihre Keimkraft behalten, und die Sporen der Bakterien werden erst zwischen 115 und 130° getötet. Auch die Flechten, welche, an Felsen wachsend, oft Temperaturen bis zu 60° C ertragen müssen, zeigen uns, wie die Wasserarmut die Widerstandskraft erhöht.

Abb. 216. Der Kompaßlattich (Lactuca scariola), der an sonnigem Standort seine Blattflächen in die Nord-Südrichtung eingestellt hat. Rechts oben: dieselbe Art, etwa von Nordwesten gesehen.

Was die untere Temperaturgrenze des Lebens betrifft, so bedeutet die Temperatur von 0°, als der Gefrierpunkt des Wassers, keineswegs für alle Pflanzen die Lebensgrenze, denn manche Gewächse wärmerer Gegenden „erfrieren" bereits oberhalb 0°, und andererseits überdauern viele Pflanzen, z. B. Sibiriens, Temperaturen bis zu — 60°. Versuche an Samen zeigen, daß auch die Fähigkeit, niedere Temperaturen zu ertragen, durch Verminderung des Wassergehaltes wachsen kann.

Im allgemeinen kann man sagen, daß das Leben sich hauptsächlich in den Grenzen zwischen 0° und 50° C abspielt. Für jede Pflanzenart aber, wie auch für ihre einzelnen Lebenstätigkeiten, gelten ganz besondere Grenzen. Auch gibt es für jede Funktion eine günstigste Temperatur, ein „Temperaturoptimum". Nur wo dieses annähernd erreicht ist, kann die betreffende Pflanzenart dauernd gedeihen.

Das Licht. Die Bedeutung des Lichtes ergibt sich aus seiner Notwendigkeit zum Betriebe des Assimilationsprozesses bei den Chlorophyllpflanzen. Doch ist das Lichtbedürfnis sehr verschieden. Das beweisen uns die Schattenpflanzen unserer Wälder einerseits und auf der anderen Seite die nur im höchsten Lichtgenusse recht gedeihenden Gewächse der Wiesen und anderer von schattengebenden Pflanzen freien Standorte. Wie die grüne Pflanze an das Licht gebunden ist, das zeigen unter anderem die Einrichtungen, welche darauf abzielen, die Assimilationsorgane in die passendste Stellung zur Lichtstrahlenrichtung zu bringen, also jene Erscheinungen, die man als „Heliotropismus" zusammenfaßt, und mit denen wir uns bei Erörterung der Grundlagen des Lebens beschäftigten. Daß das Bestreben durchaus nicht immer dahin geht, die größtmögliche Lichtmenge mit den Blättern aufzufangen, sehen wir an dem schattenbedürftigen Sauerklee (Oxalis acetosella) unserer Wälder, der seine Blättchen im direkten Sonnenlichte nach unten klappt (Abb. 215). Auch

kennt man Pflanzen, die ihre Blätter dauernd in eine solche Richtung stellen, daß die besonders wirksamen mittäglichen Sonnenstrahlen die Blattflächen nicht oder nur in mäßigem Grade treffen. Unser Kompaß-Lattich z. B. (Lactuca scariola) stellt, wenn er an sonnigen Orten wächst, seine Blattflächen in die Nord-Südrichtung ein (Abb. 216). Die australischen Eukalypten (Abb. 217) besitzen — ihre früheste Jugend ausgenommen — annähernd senkrecht stehende Blattflächen; und mehr als die Hälfte der etwa 500 Akazienarten läßt sogar ihre eigentlich gefiederten Blattspreiten verkümmern, um ihre Blattstiele zu blattartigen „Phyllodien" zu verbreitern, welche ebenfalls ihre Kanten nach oben und unten richten, eine Erscheinung, die übrigens nur bei australischen Akazien beobachtet wird. Bei allen diesen Maßnahmen handelt es sich aber wohl nur noch zum Teil um den Schutz des Protoplasmas und des Chlorophylls gegen schädliche Lichtstärken, sondern es kommt sicherlich hinzu, daß gleichzeitig die Erwärmung des Blattes minder hoch steigt und damit die Transpiration in erträglichen Grenzen gehalten wird.

Abb. 217. Blühender Zweig von Eucalyptus.

Das Wasser. Neben Wärme und Licht ist das Wasser, besonders als Bodenwasser und als Luftfeuchtigkeit, ausschlaggebend für das Gedeihen oder Nichtgedeihen einer Pflanze. Die Fähigkeit der verschiedenen Bodenarten, das Niederschlagswasser (Regen, Schneewasser) vermöge der Kapillarität festzuhalten, die sogenannte „Wasserkapazität", ist recht ungleich. Ebenso verschieden ist die Fähigkeit der Böden, das aus ihrer Oberfläche verdunstende Wasser durch kapillare Aufsaugung von Wasser aus dem Grundwasserspiegel wieder zu ersetzen. Sowohl die Wasserkapazität als auch die Saugkraft eines Bodens hängt in hohem Grade von seinem Gehalt an Ton und Humus ab; Sandgehalt setzt dagegen diese beiden Eigenschaften herab, so daß also Pflanzen auf stark sandigem Boden mehr als anderswo der Gefahr des Wassermangels ausgesetzt sind; wenn sie nicht, wie die Dünenpflanzen, besonders tiefreichende Wurzeln besitzen.

Während nun die Wurzel aus dem Boden das Wasser mit den darin gelösten Salzen aufnimmt, vollzieht sich an den Blättern der schon früher besprochene

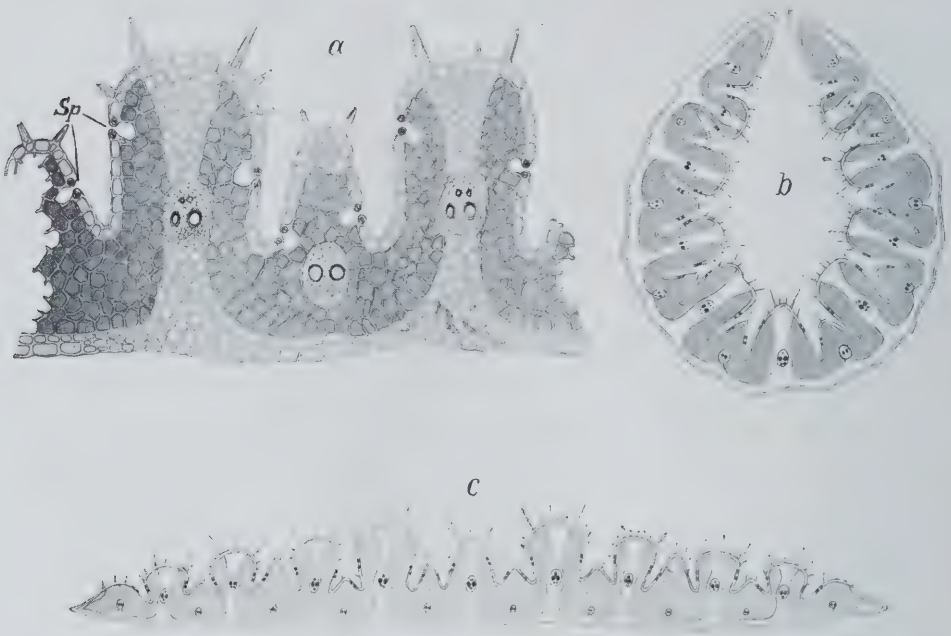


Abb. 218. a Querschnitt durch ein Stück des offenen Blattes vom Federgras (Stipa capillata), Sp Spaltöffnungen. b und c Querschnitt des geschlossenen und des offenen Blattes bei geringerer Vergrößerung (nach Kerner).

Vorgang der „Transpiration", also der Wasserabgabe an die Luft, und für die Pflanze erwächst nun die Aufgabe, zwischen diesen beiden Vorgängen ein Gleichgewicht herzustellen. Dazu aber bedarf die einzelne Pflanze mit Rücksicht auf die zeitlich wechselnden Feuchtigkeitsverhältnisse ihres Standortes einer gewissen Anpassungsfähigkeit. Andererseits werden aber auch nur bestimmte Pflanzenarten den besonderen Bedingungen eines gewissen Standortes genügen, und nur diese werden also dort aufwachsen können.

Was zunächst die Anpassungsfähigkeit der Einzelpflanze an die wechselnde Feuchtigkeit des Bodens und der Luft betrifft, so wird sie schon durch den merkwürdigen Spaltöffnungsapparat ermöglicht. Zu starke Wasserabgabe der beiden Schließzellen führt nämlich infolge von Spannungsänderungen zu einer Verengerung der Spaltöffnungen, während Wasseraufnahme eine Erweiterung zur Folge hat. Dadurch aber erfolgt offenbar eine gewisse Regelung der Transpiration. Ein anderes Mittel für zeitliche Anpassung ist die Faltung, welche die Blätter gewisser Gräser erfahren (Abb. 218), sobald die Bodenfeuchtigkeit zu sehr sinkt. Indem dadurch die Spaltöffnungen in einen windgeschützten Raum verlagert werden, wird die Transpiration natürlich herabgesetzt. Die Fähigkeit mancher Pflanzen, im direkten Sonnenlichte ihre Blätter so zu stellen, daß die Strahlen möglichst schräg auf die Blattspreite fallen, wurde schon bei der Besprechung der Lichtwirkung erwähnt.

Zu diesen regulatorisch wirkenden Anpassungen kommen nun aber auch noch dauernde Eigentümlichkeiten der Pflanzen hinzu, die entweder auf möglichste

Abb. 219. Verschiedengradige Verkümmerung der Blätter bei 3 europäischen Xerophyten. a Besenginster (Sarothamnus scoparius); b südeuropäischer Binsenginster (Spartium junceum); c Mäusedorn (Ruscus Hypoglossum), ganz blattlos, aber mit blattartig verbreiterten Sprossen, von denen einige Blüten tragen (Bl).

Begünstigung der Transpiration oder auf ihre Herabsetzung hinzielen. Ersteres finden wir überall dort, wo der Boden den Wurzeln dauernd reichlich Wasser zuführt. Dann pflegen die Blätter sich besonders breitflächig auszubilden. Je höher der der Transpiration entgegenwirkende Feuchtigkeitsgehalt der Luft steigt, desto größer und zarter pflegen sie zu werden. Zahlreiche Kräuter und Stauden unserer feuchten Laubwälder, von denen die Waldbalsamine, der Aronstab und die verschiedenen Waldfarne genannt seien, können uns das erläutern. Sie werden unter dem Namen der Feuchtpflanzen oder Hygrophyten zusammengefaßt. Ungemein reich an solchen Pflanzen sind naturgemäß die feuchtwarmen Tropenwälder.

Den Hygrophyten stehen als anderes Extrem die Trockenpflanzen oder Xerophyten gegenüber, wie wir sie vor allem als Bewohner der Wüsten und Steppen, als Felsenpflanzen oder auch als Rindenbewohner (Epiphyten) in den Tropenwäldern finden. Man hört sie wohl auch manchmal als „die Trockenheit liebende" Gewächse bezeichnen. Doch dieser Ausdruck trifft nicht das Wesen der Sache. Zwar haben sich diese Pflanzen im Laufe zahlloser Generationen an relativ trockenen Boden so „gewöhnt", daß, wenn der Mensch ihnen eine über das gewohnte Maß hinausgehende Wassermenge darbietet, Schädigungen eintreten können. Das Wesentliche ist aber doch, daß es sich um Pflanzen handelt, welche im Gegensatz zu vielen anderen Trockenheit zu ertragen vermögen. Diese Fähigkeit aber ver-

danken sie einer Reihe von Eigentümlichkeiten, von denen bisweilen mehrere an einer Pflanzenart vereinigt sein können. Das nächstliegende Mittel zur Herabsetzung der Transpiration ist die Verkleinerung der Blattfläche. Diese sehen wir denn auch bei einer großen Zahl von Pflanzen, die an sehr trockenen Standorten wachsen, durchgeführt. Unser einheimischer Besenginster oder Bram (Sarothamnus scoparius) und seine südlichen Verwandten, wie z. B. Spartium junceum der Mittelmeerländer, können als Beispiel dienen (Abb. 219). Bei beiden Pflanzen sind die Blätter so winzig geworden, daß der grüne Stengel den größten Teil der Assimilationsarbeit hat übernehmen müssen. Noch weiter geht diese Rückbildung beim Spargel und bei den meisten Kakteen, diesen merkwürdigen amerikanischen Gewächsen, deren blattlose Stengelgebilde von Säulen-, Schlangen- oder Kugelform (Abb. 220) jedem Pflanzenliebhaber wohlbekannt sind. Hier muß dann bei vollständiger Reduktion der Laubblätter der Stengel den Assimilationsdienst ganz allein versehen, und diesem Umstande ist es wohl zuzuschreiben, daß es bei einigen Kakteengattungen, wie Opuntia, Phyllocactus und Epiphyllum, nachträglich durch blattähnliche Abplattung des Stengels wieder zu einer erheblichen Oberflächenvergrößerung gekommen ist. Dieser merkwürdige Umweg — Verlust der echten Blätter und Umbildung der Stengel zu blattähnlichen Gebilden — ist einer großen Zahl weiterer Xerophyten eigentümlich; als Beispiel sei nur noch der südeuropäische Ruscus aculeatus (Abb. 219) erwähnt, dessen Flachsprosse echten Blättern auf den ersten Blick täuschend ähneln.

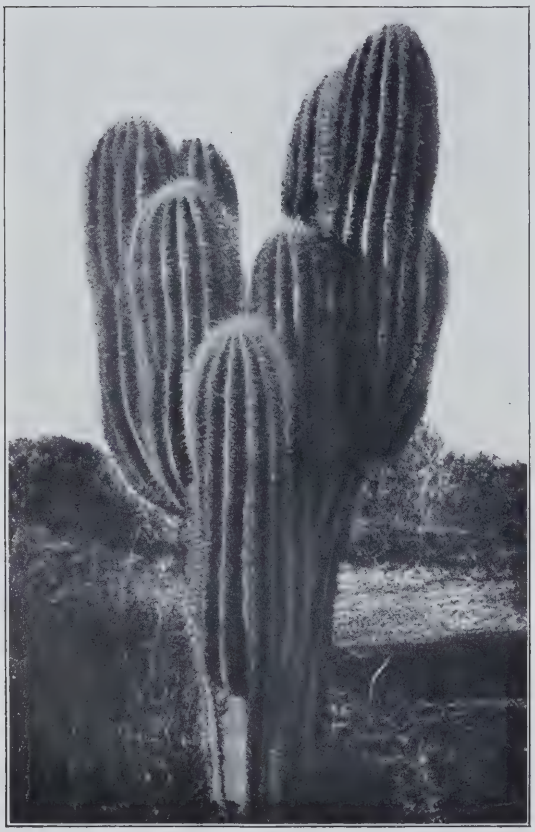


Abb. 220. Riesen-Säulenkaktus (Cereus giganteus). Heimat: südliches Nordamerika.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß Umwandlungen in gleicher Richtung sich oft bei Pflanzen einstellen, welche keinerlei nähere Verwandtschaft im Sinne der Systematik zeigen. Auffällige Beispiele liefern die blattlosen Wolfsmilcharten (Euphorbia) Afrikas und Ostindiens, welche in ihrem Wuchse in hohem Grade an Säulen- und Kugelkakteen erinnern (Abb. 221 u. 222) und manche afrikanische Vertreter der Asklepiadazeen (Abb. 223).

Phot. Prof. Schlee.

Abb. 221. Wüstenartige Landschaft aus dem Arawalli-Gebirge (Nordwest-Vorderindien). Besonders der Vordergrund ist übersät mit Büschen von sukkulenter Wolfsmilch (Euphorbia).

Verkleinerung und Rückbildung der Laubblätter ist jedoch nicht das einzige Mittel zur Wasserersparnis; auch die Einrichtungen der Laubblätter selbst können in den Dienst der Transpirationsverminderung gestellt werden. Ein weitverbreitetes Mittel ist die Verdickung der Außenwände der Oberhautzellen oder die Ausbildung einer „Kutikula", wie der fachwissenschaftliche Ausdruck lautet. Alle „immergrünen" Blätter (Myrten, Rhododendren, Oleander usw.) weisen dieses Merkmal in mehr oder minder hohem Grade auf, und dieser Wandverdickung verdanken jene Blätter wenigstens zum Teil ihre „Härte" oder ihre lederartige Beschaffenheit. Ist auf diese Weise die unmittelbare Verdunstung des Wassers durch die Außenwände der Oberhautzellen wirksam vermindert, so handelt es sich des weiteren darum, auch die Wasserdampfausscheidung aus dem Blattinnern herabzusetzen. Das Mittel dazu ist die Schaffung windgeschützter oder windstiller Räume zur Aufnahme der Spaltöffnungen. Hier wäre noch einmal auf die „Faltblätter" zahlreicher „Trockengräser" zu verweisen, wozu auch der Strandhafer unserer Dünen zählt. Während es sich aber dort um eine regulatorische Einrichtung handelt, finden wir das gleiche Prinzip auch als Dauereinrichtung verwirklicht. Bei zahlreichen Xerophyten nämlich liegen die Spaltöffnungen — z. B. bei den Aloe- und Cycas-Arten — einzeln in mehr oder minder tiefen Gruben der Laubblätter (Abb. 224a), ja beim Oleander sind sie sogar zu mehreren in je eine Grube versenkt (Abb. 224b).

Auch die starke Behaarung, die wir so häufig bei Pflanzen finden, welche an ihrem Standort mit wenigstens zeitweiliger Trockenheit des Bodens, in Verbindung

mit übergroßer Sonnenbestrahlung, zu kämpfen haben, steht im Dienste der Transpirationsverminderung, indem durch Haardickichte nicht nur die auf die Oberhaut treffenden Sonnenstrahlen stark gedämpft, sondern auch relativ windstille Räume geschaffen werden. Das Edelweiß sowie die Wollkrautarten (Verbascum) seien als bekanntere Beispiele genannt.

Phot. Prof. Schlee.

Abb. 222. Vegetation von sukkulenter blattloser Wolfsmilch (Euphorbia) im Arawalli-Gebirge (Vorderindien).

Eine besonders merkwürdige Eigentümlichkeit mancher Xerophyten ist das Auftreten wasserspeichernder Gewebe in den Blättern oder Stengeln der als Sukkulenten oder „Fettpflanzen" — besser „Saftpflanzen" — bezeichneten Gewächse. Die bekanntesten einheimischen Beispiele hierfür sind der Mauerpfeffer und die Fetthenne mit ihren dicken, saftreichen Blättern. Jedem angehenden Botaniker, der ein Mauerpfefferpflänzchen oder auch nur einige Sprosse desselben einmal in seine Pflanzenpresse zum Trocknen gelegt hat, ist die Überraschung bekannt, welche dieses zierliche Gewächs dem Pflanzensammler bereitet, indem es infolge seines Wasservorrates wochen- und monatelang am Leben bleibt und sogar lange und dünne Sprosse neu erzeugt. Kein kunstvoller pflanzenphysiologischer Versuch kann besser als diese einfache Beobachtung zeigen, was die Blattsukkulenten — von Pflanzenliebhabern oft auch „Eisgewächse" genannt — vermöge ihres Wasserspeichers an klimatischen Unbilden zu ertragen vermögen. Übrigens kommt auch die Erscheinung der Blattsukkulenz in den verschiedensten Pflanzenfamilien vor. Hier seien als ausländische Beispiele nur noch drei, oft im Zimmer gezogene Pflanzengattungen erwähnt, nämlich die schön blühenden Arten der wesentlich südafrikanischen Mittagsblumen (Mesembryanthemum, Tafel XI), sowie die in mehreren Arten bei uns kultivierten Gattungen Aloe (Afrika) und Agave (Amerika).

Während die bisher erwähnten Sukkulenten ihren Wasservorrat in den Blättern aufspeichern, sind die Kakteen, deren Blattreduktion wir schon kennen lernten, die

Abb. 223. Kaktusähnliche Xerophyten aus der Familie der Asklepiadeen. Die blühende Pflanze Stapelia grandiflora (Aasblume), Südafrika, lockt durch ihren Aasgeruch Schmeißfliegen als Bestäuber an.

bekanntesten Stammsukkulenten. Die von ihnen gespeicherten Wassermengen sind so bedeutende, daß in Zeiten des Wassermangels Säugetiere oft versuchen, sich trotz der diese „lebenden Wasserbehälter" schützenden furchtbaren Stacheln Zugang zu dem Wassergewebe zu verschaffen. Nur diese Flüssigkeitsspeicherung ist es, die es den Kakteen ermöglicht, in ihren Wohngebieten — z. B. auf der Hochebene von Mexiko — von einer Regenzeit bis zur nächsten auszudauern.

Endlich ist auch noch die Erscheinung des Polsterwuchses zu erwähnen, die darin besteht, daß Stamm und Äste der sich reichlich verzweigenden Pflanze ganz kurz bleiben und infolgedessen sich dicht aneinanderlegen, indem sie ein halbkugliges

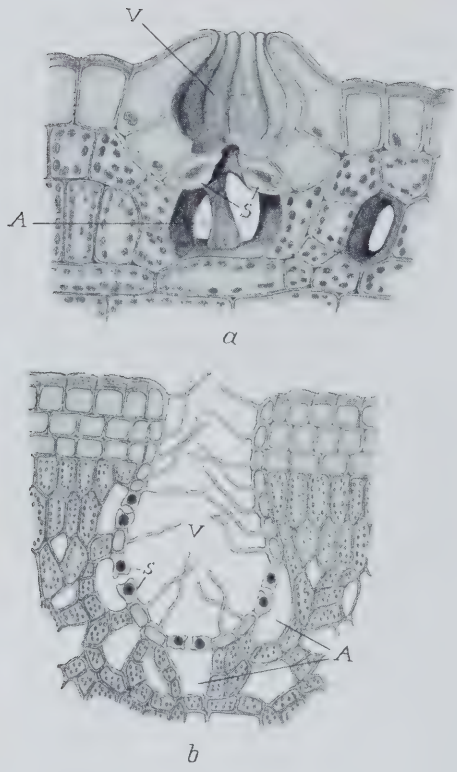


Abb. 224. Vertieft gelagerte Spaltöffnungen. a eines Palmfarns (Cycas), b vom Oleander. S Schließzellen der Spaltöffnungen, V Vorraum, A Atemhöhle.

oder sonstwie gewölbtes Polster erzeugen. Dabei können dann die Blätter wieder als Wasserspeicher dienen wie bei den zahlreichen polsterwüchsigen Arten der Familie der Krassulazeen, oder die Blätter können verkümmern. Eines der merkwürdigsten Beispiele der letzten Art stellt die neuseeländische Gattung Haastia dar (Abb. 225), die zu den Korbblütlern gehört, die aber ihrer Gestalt nach eher für einen großen Korallenstock gehalten werden kann. Sie bildet mächtige Klumpen, deren Oberfläche aus dichtgedrängten Blütenkörbchen besteht, die gegen zu starke Verdunstung, außer durch die kompakte Gestalt, auch noch durch graue Behaarung geschützt wird. Da die Pflanze unter Umständen einen Meter im Durchmesser erreichen kann, so kann sie infolge der grauen Behaarung aus der Ferne den Eindruck eines liegenden Schafes machen, was ihr in ihrer Heimat den Namen „vegetabilisches Schaf" eingetragen hat.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen über Xerophyten war immer nur schlechthin von Bodentrockenheit die Rede. Nun ist aber der Fall denkbar, daß ein, physikalisch betrachtet, nasser Boden durch besondere Eigentümlichkeiten es den Pflanzen unmöglich macht, sich der Bodenfeuchtigkeit zu bemächtigen. Die Erkenntnis, daß es solche „physikalisch nassen", aber „physiologisch trockenen" Böden gibt, ver-

Abb. 225.
Haastia pulvinaris, ein neuseeländisches Gewächs mit Polsterwuchs.

danken wir A. F. W. Schimper, und unbedingt sichergestellt ist diese Tatsache für den kalten Boden der arktischen Gegenden. Wir brauchen zur Erläuterung uns nur des Umstandes zu erinnern, daß auch in unserer gemäßigten Zone gegen den Winter hin fast alle Pflanzen ihr Wachstum einstellen, ihre Lebenstätigkeiten herabsetzen und, soweit sie nicht gar absterben, wie die einjährigen Kräuter, in einen Zustand versetzt werden, der mit dem Winterschlafe vieler Tiere verglichen werden kann. Und weshalb dieser Stillstand? Weil es für jede Funktion ein Temperaturminimum gibt, und weil dieses Minimum, geschweige denn das Optimum, für die Wurzeltätigkeit in unserem Winter im allgemeinen nicht erreicht wird. Daraus ergibt sich nun für die überwiegende Zahl unserer ausdauernden Pflanzen zur Vermeidung des Vertrocknens die Notwendigkeit, sich der transpirierenden Organe zu entledigen, indem sie entweder alle oberirdischen Organe absterben lassen, wie die Stauden, und sich ganz auf unterirdische Rhizome, Zwiebeln, Knollen und Wurzeln zurückziehen oder indem sie wenigstens, wie unsere Holzgewächse, sich der Laubblätter entledigen. Danach ist der herbstliche Laubfall also eine Maßnahme, welche darauf abzielt, Ausgaben zu beseitigen zu einer Zeit, wo es an Einnahmen fehlt. Man kann es auch so ausdrücken: Indem unsere Laubholzgewächse aus beblätterten und in der Regel stark transpirierenden Pflanzen (Hygrophyten) zu blattlosen Pflanzen mit stark herabgesetzter Transpiration (Xerophyten) werden, nehmen sie gleichsam eine Mittelstellung zwischen Hygro- und Xerophyten ein, für welche übrigens Schimper den Namen „Tropophyten" (verdeutscht etwa soviel wie „Wechselpflanzen") vorgeschlagen hat.

Nun gibt es ja bekanntlich schon in unseren Gegenden Pflanzen, welche von dem soeben geschilderten Regelzustande abweichen, indem sie auch im Winter ihre lebenden Laubblätter behalten. Wir wollen dabei absehen von Pflanzen, welche das, wie die Brombeersträucher, nur in milden Wintern tun, auch von solchen Wiesenpflanzen, wie die Gräser und Gänseblümchen, welche es nur unter dem Schutze einer Schneedecke oder durch dichte Anschmiegung an den Boden ermöglichen. Nur von den Holzgewächsen soll die Rede sein, wie den immergrünen Nadelhölzern, der Stechpalme (Ilex), dem Heidekraut und dem Efeu. Was zunächst unsere Fichten, Kiefern und Wacholder betrifft — die Lärche als nadelwechselnder Baum kommt ja nicht in Betracht —, so ist ohne weiteres einzusehen, daß die geringe Oberfläche der Nadeln, die dicke Kutikula ihrer Oberhautzellen und die eingesenkte Lage der Spaltöffnungen die Transpiration ganz bedeutend ermäßigt, und daß deswegen diese Pflanzen auch zu einer Zeit, wo die Wurzeltätigkeit zum mindesten stark herabgesetzt ist, im Besitze ihrer Nadeln bleiben können, ausgenommen die Lärche mit ihren zarten Nadeln. Eigentliche Xerophyten sind die Nadelhölzer mit Rücksicht auf ihre oft sehr feuchten Standorte meistens nicht, und man pflegt in einem solchen Falle von „xerophilem Bau" zu sprechen. Ganz ähnlich liegen die Dinge bei der in unseren Laubwäldern als „Unterholz" auftretenden Stechpalme mit ihren dornigen, immergrünen Blättern. Auch der Efeu, dessen Blätter bei freiem Stande übrigens oft „erfrieren", besser gesagt: vertrocknen, steht etwa auf gleicher Stufe. Von besonderer Eigenart aber ist das Heidekraut (Calluna). Seine in vier Längsreihen angeordneten Blätter sind sehr klein und sehr zahlreich, die Kutikula ist nicht übermäßig dick, aber die Spaltöffnungen liegen in einer durch Haare versperrten Rinne

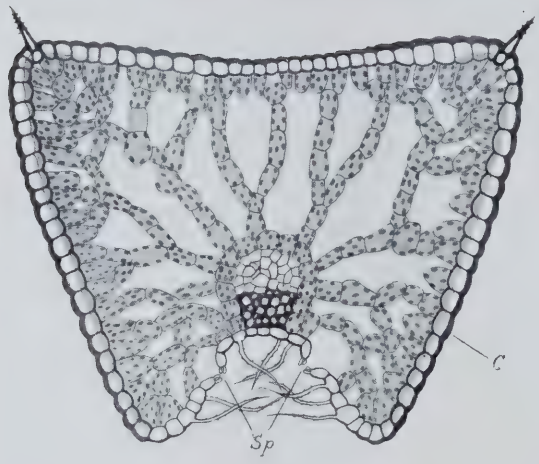


Abb. 226. Querschnitt durch ein Blatt des Heidekrauts (Calluna vulgaris), nach Stocker. Sp Spaltöffnungen, C Kutikula.

der Blattunterseite, welche durch Einrollung des Blattes entstanden ist (Abb. 226). Auf diese Weise ist ein windstiller Raum erzeugt. Man wird also sagen müssen, daß auch Calluna ein „xerophil gebautes" Blatt besitzt und man muß wohl den Schluß ziehen, daß es dadurch auch unserem Heidekraut ermöglicht wird, in beblättertem Zustande den Winter zu überdauern.

Doch, kehren wir nunmehr zu unserer Ausgangsbetrachtung zurück, bei welcher zwischen physikalischer und physiologischer Trockenheit oder Nässe unterschieden wurde. Offenbar ist der Boden unserer Gegenden im Winter trotz seines, dann in der Regel hohen Wassergehaltes für die Pflanzen „physiologisch trocken", weil die physiologischen Eigentümlichkeiten der Wurzelzellen bei der dann herrschenden tiefen Bodentemperatur keine nennenswerte Wasseraufnahme mehr gestatten. Ganz so liegen nun aber, nur noch in verstärktem Maße, d. h. durch einen weit größeren Teil des Jahres hindurch, die Dinge bei den arktischen Pflanzen. Es kommt sogar noch hinzu, daß das auch in der günstigsten Jahreszeit an vielen Orten dauernd bestehen bleibende Grundeis den Wurzeln schon in geringer Tiefe die Wasseraufnahme erschwert. Dem entspricht nun auch ein durchaus xerophiler Charakter sehr vieler Mitglieder der arktischen Vegetation, der sich in harten, lederartigen, oft stark verkleinerten Blättern, in geschützt gelegenen Spaltöffnungen, ja, manchmal sogar in deutlicher Neigung zur Wasserspeicherung ausspricht. Dazu kommt die Eigentümlichkeit vieler arktischer Pflanzen, durch reiche und dichte Verzweigung halbkugelige Polster zu bilden, besonders an den ungünstigsten Standorten, ebenfalls ein Mittel zur Herabsetzung der Transpiration. Es fehlt hier an Raum, den wichtigen Gegensatz zwischen Hygrophyten und Xerophyten bzw. zwischen hygrophilem und xerophilem Bau an weiteren Beispielen zu erläutern. Doch sei noch kurz darauf hingewiesen, daß auch die Hochgebirgspflanzen vielfach deutlich xerophilen Charakter tragen, der z. B. durch das Merkmal des Polsterwuchses in hohem Grade an die arktischen Pflanzen erinnert. Noch nicht recht geklärt ist die Ursache des xerophilen Baues bei manchen Moorpflanzen. Die Sukkulenz der typischen Salzpflanzen des Meeresstrandes und der Salinen scheint nach den vorliegenden Experimenten eine unmittelbare Folge des Salzgehaltes im Boden zu sein. Daß, wie Schimper meinte, der Salzgehalt des Bodens die Wasseraufnahme erschwert und den Boden physiologisch trocken macht, ist eine Annahme, die man heute zu verlassen beginnt, da sich gezeigt hat, daß die den betreffenden Pflanzen zur Verfügung stehenden Lösungen gar nicht die angenommene hohe Konzentration besitzen.

Palmlianen im Botaniſchen Garten zu Buitenzorg.
Nach Schimper.

RARY
OF THE
UNI ERSITY OF ILLI O

Der Boden. Von großer Bedeutung für die Verteilung der Pflanzenarten ist auch die chemische Beschaffenheit des Bodens. Unverwittertes Gestein ist als Nährboden für höhere Pflanzen nicht geeignet, nur gewisse Spaltpilze und in ihrem Gefolge die Flechten, vermögen sich auf ihm anzusiedeln. Erst wenn die auf der Wirkung von Temperaturwechsel, Wasser, Sauerstoff und Kohlendioxyd beruhende Verwitterung einen mehr und mehr zerfallenden Gesteinsschutt erzeugt haben, beginnt die Ansiedlungsmöglichkeit für höhere Pflanzen. Dann aber beginnen sich diesem mineralischen Boden durch Zerfall von abgestorbenen Pflanzenresten sehr bald auch Humusstoffe beizumengen, und es kommt zur Bildung eines gemischten Humusbodens. Diese Bodenart ist für die überwiegende Mehrzahl der höheren Pflanzen die vorteilhafteste, da die Humusstoffe den Boden porös gestalten, was einerseits das Eindringen von Luft, andererseits die Absorption von Nährlösungen begünstigt. Dazu kommt, daß die stickstoffhaltigen Humusstoffe, obwohl sie selbst keine Nährstoffe für höhere Pflanzen sind, weiter zerfallen in unorganische Verbindungen, wie Ammoniak, Phosphorsäure und Kohlendioxyd, und daß sie auf diese Weise eine dauernde Nährstoffquelle darstellen.

So wie die Vorgänge soeben geschildert wurden, verlaufen sie etwa im feuchten Waldboden. Die hier stattfindende Vermischung der Humusstoffe mit dem mineralischen Boden ist das Werk zahlreicher Bodentierarten, von denen nur die Regenwürmer hier hervorgehoben seien. Wesentlich anders wird das Ergebnis, wenn aus irgendwelchen Gründen der Luftsauerstoff keinen ausreichenden Zutritt zu den abgestorbenen Pflanzenteilen findet. Dann bilden sich saure Humusstoffe (Humussäuren), welche die Bodenbakterien und ihre zersetzende Tätigkeit zunächst beeinträchtigen und schließlich fast vollkommen vernichten. Das aber hat zur Folge, daß nunmehr große Mengen von nur ganz unvollkommen zersetzter Pflanzensubstanz sich als Rohhumus oder saurer Humus anhäufen, so z. B. bei der Bildung des Torfes in unseren Torfmooren. Dieser saure Humus schließt durch seine chemischen Eigenschaften die meisten Pflanzen von der Ansiedlung aus, und nur bestimmte Pflanzen, eben die typischen Moorpflanzen, wie das Heidekraut, die Glockenheide, Riedgräser, Wollgras, Vaccinium-Arten, Torfmoose usw., können auf ihm gedeihen.

Auch ein hoher Gehalt des Verwitterungsbodens an kohlensaurem Kalk, wie er sich besonders in Gegenden mit anstehendem Kalkgestein einstellt, sagt nicht allen Pflanzen zu. So vermißt man auf Kalkboden alle typischen Moor- und Heidepflanzen, wie das Heidekraut, die Glockenheide, alle Torfmoose, dazu den Besenginster, die Heidelbeere, den Fingerhut und den Adlerfarn. Von Bäumen fehlt die Edelkastanie. Dagegen sind viele Gewächse durchaus kalkliebend, wie z. B. die Rotbuche, der Efeu, die wilden Rosen, der Huflattich, viele Orchideen und Schmetterlingsblütler und manche Lippenblütler.

Wie der Kalk, so schafft auch der Gehalt des Bodens an leicht löslichen Salzen für viele Pflanzen ein Ansiedlungshindernis. Das wichtigste Beispiel dafür ist das Chlornatrium. Das Chlornatrium ist kein allgemein notwendiger Pflanzennährstoff, denn nur ganz wenige Pflanzen bedürfen seiner, z. B., wie Kulturen in Nährlösungen zeigten, der Buchweizen. Ein nennenswerter Chlornatriumgehalt des Bodens ist für die meisten Pflanzen überhaupt verderblich. So kommt es, daß

Abb. 227. Salzpflanzen am Meeresstrande. a Der Queller (Salicornia herbacea). b Der Meersenf (Cakile maritima), Zweig mit Blüten, Zweig mit Schötchen.

die überwiegende Zahl der Landpflanzen von der Besiedlung des Meeresstrandes ausgeschlossen ist. Insbesondere gilt das von allen Kätzchenträgern, den meisten Rosengewächsen, Heidekräutern, Orchideen, Farnen und Moosen. Von Pflanzengruppen dagegen, die man am Meeresstrande antrifft, seien genannt: die Melden, Strandastern, Stranddisteln, Wegeriche, gewisse Kreuzblüter und Strandgräser. Daß diese Pflanzen dort oft xerophilen Charakter annehmen (Abb. 227), wurde schon vorhin erwähnt.

Der Wind. Zu den die Verbreitung der Pflanzen unter Umständen einschränkenden Bedingungen gehört auch die bewegte Luft. Dadurch, daß sie die Transpiration begünstigt, erhöht sie im Falle unzulänglicher Bodenfeuchtigkeit die Dringlichkeit xerophiler Anpassungen. Wo diese aber fehlen oder unzureichend entwickelt sind, kann das durch andauernd starke Winde bedeutend erhöhte Wasserbedürfnis die Pflanze existenzunfähig machen, wobei natürlich die Austrocknung des Bodens durch den Wind mit in Rechnung zu ziehen ist. Von besonderer Bedeutung werden diese Zusammenhänge für die arktischen Pflanzen, denen, wie wir schon erörterten, das Bodenwasser, da es einen großen Teil des Jahres hindurch gefroren ist, nur sehr beschränkt zugänglich ist. Eine Vorstellung davon erhält man, wenn man an Beobachtungen denkt, welche sich im Winter auch unter unseren Breiten an Pflanzen machen lassen, welche belaubt überwintern. Der Efeu z. B., besonders wenn er einen freien Standort, etwa an Hausmauern, hat, „erfriert" besonders leicht, wenn zu der winterlichen Kälte austrocknende Winde hinzukommen, und der scheinbare Kältetod ist dann in Wirklichkeit ein Tod durch Vertrocknen. Solchen Verhältnissen sind aber auch die Polarpflanzen vielfach ausgesetzt, und so erhält

Abb. 228. „Fliegende" Samen, Früchte und Fruchtstände.
a Löwenzahnfrüchte, b Distelfrüchte, c Kiefernsamen, d Ahornfrüchte, e Lindenfruchtstand, f Weißbuchenfrucht, g Ulmenfrüchte, h Birkenfrüchte.

die schon früher erwähnte Tatsache von der weiten Verbreitung immergrüner, xerophiler Belaubung bei den hochnordischen Gewächsen durch die Berücksichtigung der Windwirkungen eine vertiefte Erklärung.

Zu der die Transpiration erhöhenden Wirkung des Windes kommt im Hochgebirge, an Meeresküsten und im hohen Norden die mechanische Zerstörung, besonders bei den Holzgewächsen. Wo starke Winde vorwiegend aus einer bestimmten Richtung wehen, da sieht man, wie die Baumkronen durch frühzeitige Vernichtung aller der Windrichtung widerstrebenden und durch Begünstigung der ungefähr in der Windrichtung wachsenden Sprosse vollkommen einseitig entwickelt werden und, Windfahnen gleich, in die Windrichtung zeigen. Wo aber die Windstärke schließlich jedes für die Pflanze erträgliche Maß überschreitet und sie nicht nur zerbricht, sondern wohl gar entwurzelt, da wird die mechanische Windwirkung zusammen mit der austrocknenden zum Hauptfaktor für das Aufhören des Baumwuchses sowohl in alpinen Höhen wie auch in der Richtung zu den Polen.

Wind, Wasser und Tiere als Verbreitungsmittel. Nachdem wir den Wind als einen das Pflanzenleben unter Umständen einschränkenden Faktor kennengelernt haben, müssen wir nun seiner Bedeutung für die Verbreitung der Pflanzenkeime gedenken. Es soll hier nicht näher auf die allbekannten Hilfsmittel der Samen und Früchte eingegangen werden, durch welche ein längeres Schweben in der bewegten Luft oder doch ein verlangsamtes Fallen erzielt wird. Der Hauptsache nach handelt es sich dabei entweder um besondere Kleinheit der

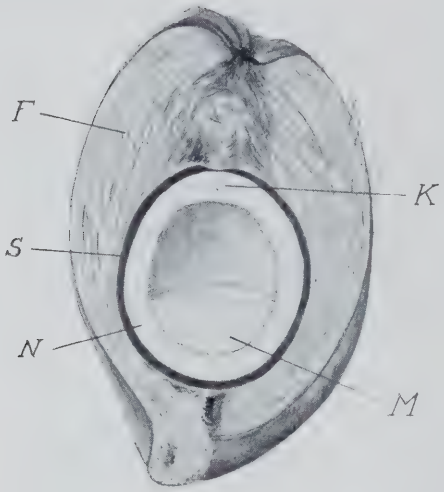


Abb. 229. Kokosnuß im Längsschnitt. F lufthaltige Faserschicht (Schwimmschicht), S Steinschicht, N fettreiches Nährgewebe, K Keimling, M Nährflüssigkeit, sog. Kokosmilch.

Abb. 230. Samen mit genießbarem Samenmantel a von der Eibe, b vom Muskatnußbaum.

Samen oder Sporen, sowie um haarförmige oder blattförmige Auswüchse, die dann gewöhnlich als „Flughaare" und „Flügel" bezeichnet werden (Abb. 228). Derartige Anpassungen von Samen und Früchten an die Verbreitung durch den Wind finden wir besonders reichlich in den weiten, ebenen Gebieten der Steppen, ferner in Wüstengegenden und in unbewaldeten Gebirgsgegenden. An solchen Orten wird man in der Regel vergeblich nach saftigen Beerenfrüchten suchen, die, da sie den Tieren, besonders den Vögeln, als Nahrung dienen, oft zu einer Verbreitung der betreffenden Pflanzenarten durch die Tierwelt Anlaß geben. Das umgekehrte Verhältnis zwischen diesen beiden Verbreitungsarten finden wir im Walde, wo Sträucher und Kräuter durch Ausbildung von Beerenfrüchten mehr auf die Verbreitung durch Tiere, dagegen weniger auf Windtransport eingerichtet sind. Nur die Bäume selbst, in den Tropen auch die Lianen und die Epiphyten, bedienen sich oft des Windes. Von einheimischen Formen seien nur die Kiefern, Tannen, Birken, Ahorne, Linden als Beispiele genannt.

Ob die Windverbreitungseinrichtungen in räumlicher Beziehung sehr weitreichend sind, kann immer noch bezweifelt werden. Wo größere Kontinente oder Gruppen einander naheliegender Inseln ausreichende Gelegenheit zur Bildung von „Stationen" bieten, da kann natürlich im Laufe mehrerer Generationen selbst eine Pflanzenart mit wenig vollkommener Flugeinrichtung sich über weite Gebiete verbreiten, und zwar um so schneller, je früher sie zur Fortpflanzung schreitet, am schnellsten also bei den einjährigen Kräutern. Daß manche Flugeinrichtungen ausreichen, um wenigstens eine Entfernung von 20 Seemeilen ohne Stationenbildung zu überbrücken, haben Beobachtungen erwiesen, welche drei Jahre nach der großen Krakatau-Eruption auf der vollständig mit einer frischen Lavaschicht bedeckten Krakatau-Insel gemacht sind. Es fanden sich damals dort 15 Pflanzenarten neu

angesiedelt, deren Keime nur von der Insel Java durch den Wind dorthin verschlagen sein konnten, nämlich 11 Farne, 2 Korbblütler und 2 Gräser. Beachtenswert ist dabei die große Zahl der Farne, deren winzige Sporen also offenbar für weitere Luftreisen besonders geeignet sind. Daß die kleine vulkanische Insel Ascension fast ganz von Farnen bedeckt ist, findet hierdurch ohne weiteres seine Erklärung.

Phot. Prof. Schlee.

Abb. 231. Kokospalmen auf Java.

Auffällig ist das Zurücktreten der Ausstreuung durch den Wind bei den eigentlichen Strandpflanzen, den Salzpflanzen. Hier wird das Wasser zum Transportmittel für die Samen. Doch geht seine Bedeutung weit über die kleine Gruppe der eigentlichen Salzpflanzen hinaus, wie für mancherlei tropische Samen und Früchte nachgewiesen ist. Schon Linné hat ja am norwegischen Strande tropisch-amerikanische Früchte gefunden, welche nur durch den Golfstrom von den Antillen herbeigeführt sein konnten. Von einer ganzen Anzahl Pflanzen ist überdies experimentell erwiesen, daß ihre Früchte bzw. Samen lange Zeit auf dem Wasser schwimmen und ihre Keimfähigkeit — selbst im Meerwasser — bewahren können. Das bekannteste Beispiel einer solchen Schwimmfrucht ist die Kokosnuß mit ihrer lufthaltigen Faserschicht (Abb. 229 u. 231). Auch die Keimlinge der Mangrovebäume an den Tropenküsten bleiben, wenn sie nicht sofort im festen Grunde Wurzel fassen können, längere Zeit im Wasser schwimmend, und ohne Frage verdanken die betreffenden Arten dieser Einrichtung ihre weite Verbreitung.

Es bleibt uns nun noch übrig, die bereits kurz gestreifte Verbreitung durch Tiere etwas zu ergänzen. Auf die Bedeutung der saftigen oder fleischigen Beerenfrüchte — diesen Begriff im weitesten Sinne genommen — wurde schon hingewiesen. Aber ein besonderes Beispiel verdient doch noch der Erwähnung, nämlich die Mistel. Diese Schmarotzerpflanze verdankt ihre Verbreitung durch ganz Mitteleuropa den drosselähnlichen Vögeln, welchen sie die weißen Beerenfrüchte ja gerade im sonst nahrungsarmen Winter als Nahrung anbietet. Auch der prachtvoll rot gefärbte „Samenmantel" der Eibe (Taxus), der das Samenkorn fast wie eine Beere

Abb. 232. Klettfrüchte, die durch Tiere verbreitet werden.
a Fruchtstände der Klette (Lappa major) mit hakig umgebogenen Hüllblättern; b Sproß vom Kleb-Labkraut (Galium aparine) mit Früchten; c einzelne Frucht vom Zweizahn (Bidens tripartitus).

erscheinen läßt, wird gern von Vögeln gefressen und ist bezeichnenderweise das einzige nicht giftige Organ dieses Baumes (Abb. 230a).

Nicht unerwähnt bleiben kann endlich die Verbreitung durch Sumpf- und Wasservögel, an deren Füßen, durch Schlamm verklebt, gelegentlich kleinere Samen oder Früchte hängen bleiben können. Weniger zufällig ist die Verbreitung der sogenannten „Klettfrüchte", insofern die hakenförmigen Anhängsel, durch welche die Früchte oder Fruchtstände sich im Haarkleid der Säugetiere verankern, anscheinend „zielbewußte" Anpassungen der betreffenden Pflanzen sind. Von einheimischen Vertretern dieser „Klettpflanzen" seien die Kletten, das Kleb-Labkraut (Galium aparine) und der Zweizahn (Bidens) genannt (Abb. 232).

Wieweit diese Verbreitungsmittel auf die gegenwärtige Verteilung der Pflanzenarten eingewirkt haben, ist freilich im Einzelfalle nicht zu entscheiden. Besser unterrichtet sind wir natürlich über die Art und Weise, wie auch der Mensch die Pflanzenverteilung auf dem Erdball beeinflußt hat. Da wäre zunächst an die gewaltigen Umwälzungen zu denken, welche sich im Pflanzenwuchs aller Kulturländer durch die Bevorzugung gewisser, oft aus fernen Himmelsstrichen stammender Kulturpflanzen vollzogen haben. Handelt es sich dabei wesentlich um Pflanzen, welche ihre herrschende Stellung auf den Kulturflächen nur dem dauernden Schutze des

Menschen verdanken, so haben andererseits manche Gewächse, vor allem „Unkräuter", sich auch völlig „eingebürgert". Als Beispiel sei der aus Peru stammende, bei uns überall als Unkraut verbreitete einjährige Korbblütler Galinsoga parviflora erwähnt, ferner die seit 1839 aus Kanada eingeführte Wasserpest (Elodea canadensis) und der wahrscheinlich im 16. Jahrhundert von Ostindien her eingeschleppte Kalmus. Von der Galinsoge weiß man, daß sie seit 1807 vom Berliner Botanischen Garten aus sich so schnell verbreitet hat, daß sie schon 1850 in Norddeutschland ein überall auftretendes Unkraut war.

b) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Pflanzenwelt.

Nach dem vorstehenden Überblick über die wichtigsten Verbreitungsbedingungen und ihre Einwirkung auf die Pflanze wollen wir nun eine Reihe typischer Bilder der Pflanzendecke an uns vorüberziehen lassen, und zwar Bilder der verschiedenen Ausbildungsformen des Pflanzenwuchses, um auf diese Weise die Elemente kennenzulernen, aus welchen sich die Pflanzendecke der größeren geographischen Bezirke zusammensetzt. Diese Elemente pflegt man als „Vegetationsformationen" oder „Pflanzenvereine" zu bezeichnen. Wald, Wiese und Wüste seien als Beispiele genannt, und an ihnen sollen zunächst zwei wichtige Unterschiede dargelegt werden. Der eine bezieht sich auf den Grad der Ausnutzung der Bodenfläche. Während Wald und Wiese den Boden restlos in Anspruch nehmen, und etwa entstehende Lücken baldigst durch Nachwuchs ausgefüllt werden, so daß diese Formationen als „geschlossene" bezeichnet werden können, bildet die Wüstenflora eine „offene" Formation, deren Mitglieder nur einen Teil, oft nur einen sehr kleinen Teil, des Bodens bedecken. Vergleichen wir sodann Wald und Wiese, so tritt ein anderer Gegensatz hervor, der Gegensatz zwischen hochragenden, mit ausdauernden, oberirdischen Organen versehenen Holzpflanzen und niedrigen, unter der Ungunst der wechselnden Jahreszeiten oberirdisch mehr oder weniger absterbenden Gewächsen, unter denen die Gräser an Masse weit überwiegen. Dieser Gegensatz aber ist deshalb ein sehr wesentlicher, weil durch ihren hohen Wuchs die Holzgewächse dort, wo die Bedingungen ihnen günstig sind, die meisten Pflanzen von niedrigem Wuchse durch Beschattung unterdrücken. Nur bestimmten, dem Waldesschatten angepaßten Pflanzenformen gelingt es, sich am Waldboden zu erhalten, und, wo die Beschattung eine allzu hohe ist, wie im Dickicht des jungen Waldes, da vermissen wir schließlich eine Bodenflora von Chlorophyllpflanzen völlig. Hiernach ist der Wald, die nötigen Entwicklungsbedingungen vorausgesetzt, der Wiese überlegen, und tatsächlich zeigen auch alle künstlichen Wiesen, sofern ihr Boden ebensogut Wald zu tragen vermöchte, durch das hier und da erfolgende Aufsprießen von Bäumen und Sträuchern die Tendenz, in Wald überzugehen. Nur die Art der Bewirtschaftung, wie regelmäßiges Abmähen oder Weidebetrieb, ist in solchen Fällen imstande, den Wiesencharakter der Vegetation zu erhalten.

Der Wald. Es wird nach dem soeben Dargelegten zweckmäßig sein, mit dem Walde als der kraftvollsten Vegetationsform zu beginnen. Fragen wir uns nun, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, um Bewaldung zu ermöglichen, so erkennt man leicht, daß die Anforderungen der Wurzeln hier ausschlaggebend

sind. Die hochragende Holzpflanze bedarf zu ihrer Verankerung eines mehr oder weniger in die Tiefe reichenden Wurzelsystems, und, da die Enden der Wurzelverzweigungen gleichzeitig die Aufgabe der Wasser- und Nahrungsaufnahme haben, so können Bäume und Sträucher nur dort gedeihen, wo der Boden bis in ausreichende Tiefen durchfeuchtet ist. Wenn dann in diesen Tiefen auch die Temperatur und die Durchlüftung eine genügende ist, so ist das Übergewicht der Holzgewächse über alle anderen Pflanzen gesichert.

Als erste Form des Waldes sei der **blattwechselnde Laubwald** betrachtet, der hauptsächlich in der nördlichen gemäßigten Zone zu finden ist. Aus Gründen, die wir schon erörterten, erfolgt regelmäßig zu Beginn der kalten Jahreszeit ein Laubfall, der nicht etwa eine unmittelbare Folge des Frostes darstellt, sondern eine Anpassungserscheinung. Das geht deutlich daraus hervor, daß schon vor Eintritt des Frostes sich quer durch den Grund des Blattstieles eine Korkzellenschicht bildet, welche das Abfallen des Blattes vorbereitet. Die Zahl der in unseren Gegenden an der natürlichen Waldbildung beteiligten Laubbäume ist ziemlich groß. Vor allem sind zu nennen: Buchen, Eichen, Birken, Linden, Ahorne, Ulmen, Pappeln und Weißbuchen, von denen freilich stets die eine oder andere Baumart zu überwiegen pflegt, wenn auch im natürlichen Walde die Einförmigkeit niemals so stark wird, wie wir es in unseren künstlichen Forsten zu sehen gewohnt sind. Der Haupttypus des Laubwaldes ist in Deutschland der Buchenwald, der hauptsächlich aus der Rotbuche (Fagus silvatica) besteht. Von anderen Waldformen sei noch der Eichenwald erwähnt. Seine Kronen sind lichter als diejenigen der Buchen und lassen deshalb bedeutend mehr Licht zum Waldboden hindurchtreten. Deshalb finden wir im Eichenwalde neben mancherlei Unterholz und Kräutern oft eine Anzahl anderer Baumarten, wie Ahorn, Ulme und Hainbuche, die zwischen den Eichen aus verwehten Samen aufgewachsen sind. Am lichtesten ist der Birkenwald, dessen Boden deshalb auch am dichtesten mit Sträuchern, Kräutern und Gräsern bedeckt zu sein pflegt.

Mit dem im Winter kahlen Laubwalde wechselt in unseren Gegenden der immergrüne **Nadelwald** und gibt manchem unserer Gebirge seinen besonderen Charakter. Wie wir schon sahen, ist es der „xerophile" Bau der Nadeln, der es unseren Nadelhölzern ermöglicht, auch im Winter ihren grünen Nadelschmuck beizubehalten. Nur die Lärche macht eine Ausnahme, insofern ihre wesentlich zarter gebauten Nadeln zum Winter abgeworfen werden. Unsere beiden wichtigsten immergrünen Nadelhölzer sind die Fichte oder Rottanne — oft auch schlechthin „Tanne" genannt — und die Kiefer, während die breitnadlige Edeltanne keine so große Bedeutung als Waldbaum besitzt. Während die Kiefer sehr lichtbedürftig ist, begnügt sich die Fichte unter Umständen mit weit weniger Licht, so daß wir sie nicht selten, aus angeflogenem Samen entwickelt, truppweise im Kiefernwalde, bisweilen sogar im Buchenwalde finden (Abb. 233). Bei der Kiefer sterben aus demselben Grunde, sofern die Bäume im dichten Stande aufwachsen, die unteren Äste wegen Lichtmangels sehr viel früher ab, als bei der Fichte. Die dadurch gelichteten Kronen lassen dann im Kiefernwalde weit mehr Licht zum Boden dringen als im gleichaltrigen Fichtenwald, und die Folge davon ist, daß der Boden des Kiefernwaldes schließlich eine reiche Bodenflora trägt, nicht nur von Moosen und Flechten, sondern auch von xerophilen Gräsern, von Heidekraut, Heidelbeeren, Preißelbeeren und mancherlei Kräutern. Im Gegen-

sätze dazu bieten die dunklen Fichtenwälder meistens nur den höheren Pilzen günstige Lebensbedingungen.

Als eine der Bedingungen für Waldbildung wurde vorhin eine ausreichende Durchlüftung des Bodens genannt. Das heißt, daß die atmungsbedürftigen Wurzeln unserer Waldbäume einen Boden fordern, der wohl die nötige Feuchtigkeit besitzt, aber aus dessen Hohlräumen, wenigstens bis zu einer gewissen Tiefe, die Luft nicht vom Wasser verdrängt ist. Bezüglich dieser Bedingung müssen wir jetzt eine Einschränkung machen, denn es gibt tatsächlich Baumarten, welche auch im ganz von Wasser erfüllten Sumpfboden gedeihen, wenn nur kein völliges Stagnieren des Wassers eintritt, vielmehr ein langsamer, unterirdischer Wasserwechsel stattfindet, der dem Boden dauernd sauerstoffhaltiges Wasser zuführt. Unsere Erlenbrüche sind dafür treffliche Beispiele. Auch Weiden, Birken und Kiefern können sich unter solchen Bedingungen noch ansiedeln. Im südlichen Nordamerika tritt an solchen Orten vor allem ein Nadelholz, die nadelwechselnde Sumpfzypresse (Taxodium) auf, die auch gegen stagnierendes Wasser dadurch unempfindlich wird, daß sie besondere, bis zu 1 m hohe, aus dem Sumpfboden emporwachsende Atemwurzeln bildet, deren lockeres Rindengewebe anscheinend den Gasaustausch des genannten Wurzelsystemes besorgt (Abb. 239).

Phot. Prof. Schäffer.

Abb. 233. Buchenwald mit einer aus angeflogenen Samen erwachsenen Fichtengruppe.

Wir wenden uns nun der üppigsten Waldform zu, die unsere Erde hervorgebracht hat, nämlich dem **tropischen Regenwalde** (Abb. 235). Zweierlei wird in dieser Bezeichnung zum Ausdruck gebracht, daß es große Regenmengen sind, von denen seine Entwicklung abhängig ist, und daß er hohe Temperaturen voraussetzt. Was diese Vegetationsform zunächst in auffälligster Weise von unseren Wäldern unterscheidet, ist die Zusammensetzung aus ungezählten Baumarten. Damit hängt dann das so ganz andere Profil zusammen, das der Tropenwald beim Anblick aus der Ferne gewährt: im Gegensatz zu der gleichmäßigen Profillinie unserer Wälder

Abb. 234. Eine Liane im botanischen Garten zu Peradenyia (nach Schimper), zum Teil am Boden liegend.

herrscht bei ihm eine wilde Zerrissenheit. Wachstumsgeschwindigkeit und Höhe der Bäume ist riesenhaft. Erst in Höhen, welche unserem Auge nicht mehr gestatten, die Baumart an ihren Blättern, Blüten oder Früchten zu erkennen, pflegen sich die Stämme zu verzweigen und eine verhältnismäßig kleine Krone zu bilden. Die Riesen unter den Bäumen des Regenwaldes der Insel Java z. B., die Rasamalabäume mit ihrem hellen, schlanken Stamme, verzweigen sich erst von etwa 30 m

Abb. 235. Tropischer Regenwald in Mittelperu.

Abb. 236. Würgerfeige (Urostigma) auf Java (nach Warburg).

Höhe ab und erreichen eine Gesamthöhe von etwa 50 m. Die meist glänzenden und undurchsichtigen Laubblätter der Regenwaldbäume lassen verhältnismäßig viel Licht einfallen, da ihre Flächen im Gegensatze zu den Blättern unserer Laubbäume meist eine geneigte Stellung haben. Infolgedessen können zwischen den höchsten Bäumen doch auch noch niedriger bleibende gedeihen, und oft läßt sich eine ganze Reihe von übereinanderliegenden Laubdächern unterscheiden. Trotzdem sinkt die Lichtstärke am Boden des Waldes nicht so weit, daß hier nicht noch eine niedrigere Bodenvegetation möglich wäre. Die Raumausnutzung des Tropenwaldes in vertikaler Richtung ist also eine ganz außerordentliche.

Eine große Zahl von Pflanzen der verschiedensten systematischen Stellung hat nicht die Fähigkeit, aus eigener Kraft emporzusteigen, sondern klettert mit windendem Stengel oder mit Hilfe von Ranken, Dornen, Widerhaken, Wurzeln usw. an den kräftigeren Waldgenossen in die Höhe, dabei oft ein undurchdringliches Dickicht erzeugend. Es sind die „Lianen", welche so auf ihre eigene Weise den Kampf um das Licht kämpfen (Abb. 234). Unsere windenden Geißblattarten und unser Efeu geben nur einen schwachen Begriff von der Wesensart dieser merkwürdigen Tropengewächse. Die Zahl der Pflanzenfamilien, welche Lianenwuchs hervorgebracht haben, ist außerordentlich groß, auch die einkeimblättrigen Gewächse haben stark dazu beigetragen, so z. B. die Aronstabgewächse (Arazeen), die Bambusgräser und die Palmen (Tafel XII). Zu den häufigsten Lianen der Tropenwälder gehören die kletternden Palmen, unter ihnen die wesentlich asiatischen Rotangpalmen oder

Stuhlrohrpalmen (Tafel XII), deren Gattung Calamus allein fast 200 Arten umfaßt. Die Rotangpalmen wachsen anfangs oft buschförmig, erzeugen aber später lange Kletterstämme, deren Blätter in lange, mit rückwärts gerichteten Haken versehene Geißeln auslaufen.

Phot. Prof. Schlee.

Abb. 237. Vogelnestfarne im Urwald von Tjibodas, Westjava.

Eine weitere charakteristische Erscheinung des tropischen Regenwaldes bilden die zahllosen, auf den Stämmen und Ästen, ja sogar auf den Blättern sich ansiedelnden, dem Boden also völlig entrückten Epiphyten oder „Baumbewohner", deren Samen entweder durch Tiere oder durch den Wind an den Ort ihrer Keimung gebracht werden. Diese Gruppe von Gewächsen ist in unserer Heimat hauptsächlich durch Moose und Flechten vertreten. Höchstens auf alten „Kopfweiden" beobachten wir manchmal infolge der zwischen den zahlreichen Zweigen auftretenden Humusbildung eine Anzahl höherer, mit Wurzel versehener Pflanzen. Was bei uns zur Ansiedlung von Blütenpflanzen in den Rindenspalten, Astwinkeln usw. fehlt, ist die nötige Luftfeuchtigkeit, die natürlich im Regenwalde im allgemeinen reichlich vorhanden ist. Für die Zeiten aber, in denen sie von ihrer Höhe herabsinkt, sind fast alle Epiphyten mit mancherlei xerophilen Anpassungen versehen. So finden wir dickfleischige Blätter bei den epiphytischen Orchideen und manchen Farnen, Wasserspeicher in Form von knollenartigen Anschwellungen der Blätter, Blattstiele oder Stengel bei Orchideen, Arazeen usw., manchmal Wasserbehälter in Form von Kannen, bisweilen Rückbildung der Blätter, deren Assimilationstätigkeit dann von den Wurzeln übernommen wird, usw. Manche Aronstabgewächse wachsen zunächst als Wurzelkletterer, also ähnlich unserem Efeu, am Wirtsbaum in die Höhe, verlieren aber schließlich die Verbindung mit dem Boden und senden nun neue Wurzeln senkrecht abwärts zum Boden. Epiphytische Ficusarten schicken ebenfalls Wurzeln zum Boden hinab. Diese können dann um den Wirtsstamm herum ein

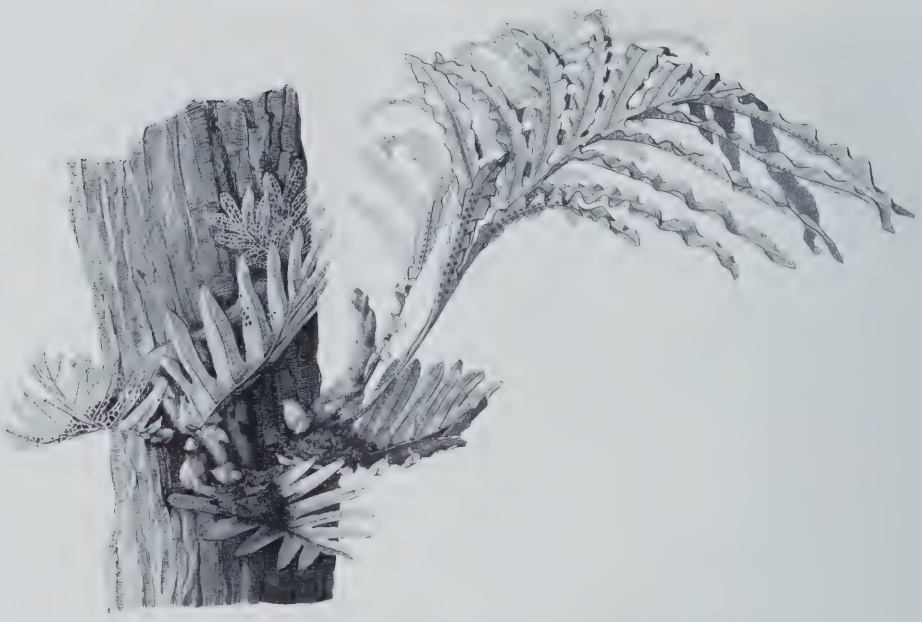


Abb. 238. Nischenblättriger Farn (Drynaria propinqua), Südostasien.

röhrenförmiges Geflecht bilden, das manchmal durch seinen Druck den Nährstofftransport im stützenden Stamme hindert, während das über die Krone des Stützbaumes hinausgewachsene Laubwerk die Assimilationstätigkeit der Blätter beeinträchtigt. Das Ergebnis ist dann schließlich, daß die „Würgerfeige" den stützenden Baum erdrosselt, so daß nach seiner Verwesung nur noch die Ficuswurzeln aus dem Boden wie ein Stamm emporsteigen, um oben den ehemaligen, nun selbständig gewordenen Epiphyten zu tragen (Abb. 236).

Aus der Fülle des wunderbaren Epiphytenlebens mögen nur noch wenige Beispiele vorgeführt werden. So ist in den Tropen weitverbreitet ein Farn, der den bezeichnenden Namen „Vogelnestfarn" (Asplenium nidus) führt (Abb. 237). Seine bis zu 3 m langen Blätter bilden nämlich eine in der Mitte nestartig vertiefte Rosette, in welcher sich die von den Bäumen fallenden Pflanzenteile sammeln. In den daraus sich bildenden Humus wachsen dann die Wurzeln des Farns hinein, um Nahrung aus seinen Zerfallstoffen zu ziehen. Bei anderen epiphytischen Farnen haben gar besondere, sogenannte „Nischenblätter" die Aufgabe des Humussammelns übernommen. So ist es z. B. bei dem ostasiatischen Nischenfarn (Drynaria), der außer den abstehenden, großen, fiederspaltigen, zur Assimilation und Sporenerzeugung dienenden Blättern noch ungestielte, breite und gekrümmte Blätter hat, welche die humusbildenden Stoffe in ihren Zwischenräumen und dem Raum zwischen Nischenblatt und Stamm festhalten (Abb. 238). Auch diese Farne senden dann Wurzeln in den Humus hinein.

Ein nach ganz anderer Richtung entwickeltes Beispiel ist der in Amerika von Argentinien bis Südkarolina verbreitete Greisenbart (Tillandsia usneoides). Diese zu den Ananasgewächsen gehörige, aber ihren Familiengenossen ganz unähnliche

Pflanze wächst als wurzelloser Epiphyt auf den verschiedensten Bäumen, umwindet die Äste mit ihren federförmigen und mit silbergrauen Schuppen bedeckten Stengeln, um schließlich die Sprosse in 2—3 m langen Büscheln nach Art der Bartflechten

Abb. 239. Rand eines Sumpfwaldes von Florida.
Die Sumpfzypresse (Taxodium distichum), dicht behangen mit dem Epiphyten Tillandsia usneoides.
Etwa 1 Meter hoch ragen Atemwurzeln aus dem Wasser hervor. Das Wasser ist bedeckt mit Eichhornia (nach Schimper).

unserer Fichtenwälder herabhängen zu lassen (Abb. 239). Verbreitet wird sie weniger durch Samen als durch abgerissene Sprosse, die durch den Wind oder durch Vögel, welche sich beim Nestbau ihrer bedienen, fortgetragen werden. Die aus Haaren

hervorgegangenen Schuppen dienen zur Wasseraufnahme. Diese wenigen Beispiele erschöpfen das merkwürdige Epiphytentum in keiner Weise, sind aber doch geeignet, uns seine Mannigfaltigkeit zu veranschaulichen. Der Reichtum des Tropenwaldes an Lianen und Epiphyten ist ungeheuer. Nur selten findet man einen Baumstamm, der nicht bewachsen ist, und die Raumausnutzung ist eine vollendete, da auch die Lianen noch wieder Epiphyten tragen, ja, selbst die immergrünen Blätter der Regenwaldpflanzen noch von Flechten und anderen Epiphyten besiedelt werden können.

Abb. 240.
Blatt von Ficus religiosa mit ausgeprägter „Träufelspitze".

Dieselbe Fülle von Gestalten, die uns in den Holzgewächsen und Epiphyten entgegentritt, weist endlich auch die Bodenflora auf. Hier sind vor allem zahllose Arten der Selaginellen zu nennen, jener zierlichen Bärlappgewächse, welche auch bei uns in Gärtnereien nicht selten kultiviert werden.

Ein auffallender Unterschied zwischen den Bäumen unserer Wälder und der Tropen besteht in der Bestäubungsart. Während bei unseren Waldbäumen, wenn wir von der Linde absehen, die Windbestäubung herrscht, überwiegt in den Tropen die Bestäubung durch Insekten. Auf Insektenbestäubung angewiesene Blüten finden sich aber nicht nur oben in den Kronen der Bäume, aus denen man oft ihre prächtigen Farben hervorleuchten sieht, sondern auch tiefer unten, denn es ist eine bei Bäumen des Tropenwaldes sehr häufig vorkommende Erscheinung, daß die Blüten nicht aus jungen Zweigen, sondern aus älteren Ästen oder gar aus dem Stamme entspringen. So ist es z. B. bei den mächtigen Ficusarten sowie beim Kakaobaum. Eine weitere Eigentümlichkeit mancher Bäume des Tropenwaldes hängt mit ihrer gewaltigen Höhe zusammen. Während unsere Bäume auch nahe über dem Erdboden in der Regel einen fast kreisförmigen Stammquerschnitt besitzen, findet man den unteren Teil des Stammes der Tropenbäume oft mit brett- oder leistenförmigen Vorsprüngen versehen, welche, in radialer Richtung ausstrahlend, auf die Wurzeln übergehen. Auf diese Weise wird mit verhältnismäßig wenig Material eine erhöhte Standfestigkeit des Baumes erreicht, die man wohl mit seiner bedeutenden Höhe in Verbindung bringen darf. Endlich sei auch noch der merkwürdigen Tatsache gedacht, daß die Laubblätter der Pflanzen des tropischen Regenwaldes, und zwar nicht nur die Bäume, sehr häufig verhältnismäßig lang ausgezogene Spitzen haben, die man als „Träufelspitzen" bezeichnet hat (Abb. 240), weil sie allem Anschein nach der schnellen Regenwasserableitung dienen. Da die Laubblätter nicht Organe zur Aufnahme von Wasser sind, sondern im Gegenteil der Wasserabgabe dienen, so liegt es ganz besonders in der feuchten Luft des Tropenwaldes im Interesse der Pflanze, sich des an den Blättern haftenden Regenwassers so schnell wie möglich zu entledigen. Diesem Zwecke scheint nun die „Träufelspitze" nach den bisher vorliegenden Beobachtungen tatsächlich zu dienen.

Kalifornischer Nadelwald:
Mammutbaum (Sequoia gigantea). Der große Baum mit 33 Fuß Stammdurchmesser.
Nach Schimper.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Wir wenden uns nun von der Betrachtung des tropischen Regenwaldes zum **Mangrovewald**, jener ganz eigenartigen Strandwaldformation der Tropen, welche auf die Wattenküsten beschränkt ist, wo zur Ebbezeit der Schlammboden des flachen Meeres weithin von Wasser entblößt ist. Nicht um gewöhnliche Strandgewächse handelt es sich dabei, welche den dauernd von Wasser freien Boden besiedeln, sondern um Pflanzen, welche die Fähigkeit erlangt haben, ins flache Meer hineinzuwachsen, und welche durch die zwischen ihren Wurzeln und Stämmen erfolgende Ansammlung von Sinkstoffen fortdauernd an der Verlandung des Küstenmeeres, also, ähnlich den Korallenriffen, an der Hinausschiebung der Küstenlinie arbeiten. Unter den zahlreichen Holzgewächsen, welche diesen merkwürdigen, aus den verschiedensten Familien sich rekrutierenden Pflanzenverein zusammensetzen, steht die Familie der Rhizophorazeen und unter diesen die Gattung Rhizophora in vorderster Linie, denn Arten dieser Gattung sind es, die durch hochgradige Anpassung an die eigenartigen Lebensbedingungen gleichsam als Pioniere am weitesten in das Meer vorzudringen vermögen. Das auffallendste Merkmal dieser Pflanzen besteht in der Ausbildung sogenannter „Stelzwurzeln", welche weit aus dem Schlamme hervorragen, um oben einen verhältnismäßig kurzen Stamm zu tragen. Dazu kommen bei den meisten, vor allem bei den am weitesten ins Meer vordringenden Arten Rhizophora mucronata und Rhizophora Mangle, noch Stützwurzeln, welche von den Zweigen abwärts in den Schlamm hineinwachsen, so daß insgesamt ein Wurzelsystem von höchster mechanischer Leistungsfähigkeit gegenüber den Flut- und Ebbeströmen entsteht. Eine weitere Eigentümlichkeit der Rhizophorazeen besteht in ihrer Fortpflanzung. Während nämlich die einsamige Frucht noch am Baume hängt, beginnt der Keimling die Samen- und Fruchtschale zu durchbrechen und nach unten zu einem 50—70 cm langen, keulenförmigen Gebilde auszuwachsen, bis er sich endlich loslöst und, senkrecht herabfallend, sich mit der Spitze in den Schlamm einbohrt (Abb. 241). Gelingt es ihm beim Herabfallen ausnahmsweise nicht, sich im Boden zu verankern, so treibt er infolge seiner Schwimmfähigkeit fort, um schließlich vielleicht anderswo zu landen und Wurzel zu schlagen. Dieses „Lebendiggebären" (Viviparie) ist bei den verschiedenen Rhizophorazeen nicht gleichmäßig entwickelt. Man kennt alle Stufen der Entwicklung von schwachen Anfängen der

Abb. 241. Fortpflanzung einer Mangrove-Art (Rhizophora). a junge Frucht, b Zweig mit 2 Früchten, deren Keimlinge die Fruchtschale durchbrochen haben, c reifer, losgelöster Keimling, der sich beim Herabfallen in den Schlamm bohrt (nach Kerner).

Viviparie bis zu voller Ausbildung; und es liegt hier eine der merkwürdigsten Anpassungen des ganzen Pflanzenreiches vor. Ihre Bedeutung liegt zweifellos darin, daß die in den Schlammboden eingebohrten Keimlinge, im Gegensatze zu gewöhnlichen Samen, vom Flut- und Ebbestrom nicht mehr so leicht fortgeschwemmt werden können. Eine dritte Anpassung der Rhizophorazeen besteht in der Ausbildung von Atemwurzeln, wie wir sie schon bei den Taxodien kennen lernten. Entweder ragen knieförmig gebogene Teile der Wurzeln mit zahlreichen Atemöffnungen über den Schlamm empor, oder es werden zu diesem Zwecke wie bei Taxodium besondere, senkrecht emporragende Wurzelzweige gebildet. Die Sauerstoffarmut des an organischen Zersetzungsprodukten reichen Schlammbodens wird durch diese Einrichtungen unschädlich gemacht. Weniger leicht verständlich ist die vierte Eigentümlichkeit der Mangrovepflanzen, die nun aber nicht nur den Rhizophorazeen zukommt, nämlich der xerophile Bau dieser Pflanzen, wie er sich in lederartigen, glänzenden oder fleischigen oder silbergrau behaarten Blättern, ferner in Schrägstellung der Blätter, Verringerung der Spaltöffnungen und anderem äußert. Nach der Erklärung, welche Schimper hierfür, wie für den xerophilen Charakter der Strandflora überhaupt, gegeben hat, würde das Meerwasser als „physiologisch trocken" anzusehen sein, insofern es infolge seines hohen Salzgehaltes den Wurzeln die Wasseraufnahme erschwert, was dann notwendigerweise zu sparsamer Verdunstung des Wassers aus den Blättern führen mußte.

Wir haben bei der Besprechung des Regenwaldes nur die immerfeuchten Tropengebiete im Auge gehabt. Begibt man sich aber z. B. vom immerfeuchten Westen der Insel Java nach Osten, so kommt man in Gegenden, wo zur Zeit des Ostmonsuns sehr wenig Regen fällt. Dieser Unterschied prägt sich an den Holzgewächsen dadurch aus, daß, während in Westjava die Waldvegetation das ganze Jahr hindurch in fast gleichbleibender Üppigkeit gedeiht, im Osten zur trockenen Jahreszeit manche Bäume das Laub ganz, andere zum Teil abwerfen. Diese Wälder pflegt man mit dem Namen der **Monsunwälder** zu bezeichnen. Auch sie sind noch reich an Lianen, ebenso an krautigen Epiphyten, während holzige Epiphyten nur noch gering an Zahl sind. In der Höhe der Bäume bleibt der Monsunwald hinter dem Regenwalde in der Regel zurück.

In Ostjava spielt in ihnen der Tiekbaum (Tectona grandis) eine wichtige Rolle, ein Laubbaum, der hier selbständige Wälder bildet, in denen andere Bäume nur als Nebenbestandteile auftreten. Seine großen, herzförmigen Blätter wirft er mit Beginn der Trockenzeit ab, so daß er im August und September, ebenso wie auch die Mehrzahl der anderen Bäume, völlig laublos ist, worauf im November sich die neue Belaubung bildet. Wo der Baumbestand solcher Wälder sich lockert und einer Vegetation von Gräsern, gemischt mit anderen Gewächsen, Raum läßt, da entsteht der den Übergang zu den Savannen bildende Typus der **Savannenwälder**, wie sie uns in typischer Form besonders im tropischen Afrika, aber auch der gemäßigten Zone entgegentreten. So kann man die Eukalyptuswälder, welche die Küstengebiete Australiens von Südaustralien bis Queensland bedecken, hierher rechnen. Sie weichen allerdings von den gewöhnlichen Savannenwäldern durch die größere Höhe der Bäume und das immergrüne Laub ab. Aber auch sie gehen, wie andere Savannenwälder, allmählich in echte, mit Gras bestandene Savannen über. Auf

Abb. 242. Temperierter Regenwald in Tasmanien mit Baumfarnen als „Unterholz" (Dicksonia antarctica) (nach Schimper).

die merkwürdige Blattstellung dieser Bäume sind wir schon früher eingegangen. Der **Dornwald**, wie er im tropischen Afrika und Amerika dort anzutreffen ist, wo die Trockenheit besonders ausgeprägt ist, gleicht dem Savannenwalde, ist aber ärmer an Bodenkräutern und besteht der Hauptsache nach aus zahlreichen, dornigen Sträuchern. Er findet sich unter anderem im Küstengebiet Ostafrikas, im mittleren Mexiko und bedeckt in Brasilien ausgedehnte, regenarme Landschaften, die zwischen den Savannen des Südens und den Regenwäldern des Amazonenstromgebietes gelegenen „Caatingas".

Während so in den Tropen die Waldvegetation von der Höhe des Regenwaldes vielfach herabsinkt und sich der Savanne und Steppe nähert, reichen Wälder, welche in ihrer Üppigkeit noch an die tropischen Regenwälder erinnern, mehrfach auch noch über die Wendekreise hinaus, so vor allem in Nordmexiko, in Südbrasilien und im östlichen Australien. Diese subtropischen Regenwälder zeigen noch die meisten Merkmale der tropischen, nur in abgeschwächter Form, und sind von jenen — auch begrifflich — nicht scharf zu scheiden. Anders steht es mit den Waldbildungen, die man als temperierten Regenwald bezeichnet hat. Sie erstrecken sich in den südlichen Vereinigten Staaten am Golf von Mexiko entlang zur offenen atlantischen Küste, etwa bis Kap Hattores und umfassen auch den größten Teil der Halbinsel

Abb. 243. Ölbaumhain am Gardasee.

Florida, die freilich an ihrer Südspitze noch ausgeprägten subtropischen Regenwald trägt. Außerdem finden wir diese Waldform auf der nördlichen Halbkugel in Südjapan, auf der südlichen in Südchile, sowie in Südostaustralien, auf Tasmanien und Neuseeland entwickelt. Auch der temperierte Regenwald ist, wie der tropische, wesentlich von immergrünen hygrophilen Bäumen, die eben das Merkmal des Regenwaldes überhaupt sind, gebildet. Aber es treten periodisch belaubte Bäume, wenn auch in geringerer Zahl, hinzu, und zwar solche, deren Laubfall nicht von einer Trockenperiode, sondern von der sinkenden Temperatur abhängt, wie z. B. bei der Buche Fagus obliqua in Chile. Von welcher Kraft der Vegetation diese Waldform unter Umständen sein kann, zeigt anschaulich der Regenwald Australiens und Tasmaniens, wenn er, wie das oft der Fall ist, aus Baumfarnen ein wundervolles „Unterholz" entwickelt (Abb. 242), während das Laubdach des Waldes hauptsächlich von Eukalypten gebildet ist.

Nimmt die Feuchtigkeit des Sommers erheblich ab, ohne daß aber die Temperatur so weit sinkt, daß der Lebensbetrieb stark eingeschränkt werden müßte, so nimmt das Laub in mehr oder minder hohem Grade xerophilen Charakter an und es kommt zur Ausbildung einer „Hartlaubflora", wie sie, um ein naheliegendes Beispiel in den Vordergrund zu stellen, im Mittelmeergebiet herrscht. Sofern es sich um eine waldähnliche Vegetationsdecke handelt, können wir von **„immergrünem xerophilem Wald"** sprechen. Die Olivenhaine (Abb. 243) und immergrünen Eichenwälder der Mittelmeerländer können als Beispiel dienen. Heute bietet die Vegetation dieses alten Kulturzentrums allerdings nur noch an wenigen Stellen ein ursprüngliches Bild dar. Weite Flächen sind nur von dürftigem Gestrüpp überzogen, so daß sie aus der Ferne fast pflanzenleer erscheinen. Hier wuchsen

Abb. 244. Pinien und Zypressen am Gardasee.

früher Wälder der Steineiche (Quercus Ilex), der Korkeiche (Qu. Suber) und der Aleppokiefer oder Seekiefer (Pinus halepensis), die heute nur noch in kleinen Beständen anzutreffen sind. Charakteristische Erscheinungen, besonders des heutigen Italiens, sind die den Kiefern zugehörigen Pinien (Pinus Pinea) und Zypressen (Cupressus sempervirens) (Abb. 244). Man kann aber nicht sagen, daß sie einen wesentlichen Bestandteil der italienischen Vegetation ausmachen, wenn auch hier und da ein Pinienwäldchen anzutreffen ist. Zudem ist die Zypresse zweifellos aus dem östlichen Mittelmeergebiete eingeführt. Eine sehr bezeichnende Gebüschformation stellt dagegen die „Macchia“ oder der „Maquis“ dar (Abb. 245). Sie hat sich überall dort eingestellt, wo auf entwaldeten Flächen kein anderer Anbau erfolgte, und kann vielfach wohl als das allein erhalten gebliebene Unterholz früherer Wälder angesehen werden. Zu den typischen Mitgliedern dieser Hartlaubflora gehören der Lorbeer, die Myrte, die Mastixpistazie (Pistacia lentiscus), der unserem Besenginster verwandte Binsenginster (Spartium junceum), die Baumheide (Erica arborea), die sich im Frühling dicht mit rötlichen Blüten bedeckt, und andere. An manchen Stellen treten die Büsche der Zistrosen (Cistus) mit roten und weißen Blüten hinzu. Dazu als Begleitpflanzen mannigfaltige Zwiebel- und Knollengewächse. Von Spanien bis zum Orient sind alle diese Pflanzen als Charakterformen des Mittelmeergebietes, welche die Alpen nicht überschreiten, verbreitet. An die Stelle des so sehr zurückgedrängten natürlichen Baumwuchses sind vielfach künstliche Baumpflanzungen getreten, so z. B. der Ölbaum. Gar nichts haben mit der natürlichen Flora der Mittelmeerländer die Zitronen, bitteren und süßen Orangen (Apfelsinen) sowie die Mandarinen zu tun. Sie sind allesamt aus dem fernen Osten, die Zitronen wahrscheinlich aus Persien, die Apfelsine und Mandarine aus China,

eingeführt. Ebenso ist der viel angepflanzte australische Fieberbaum (Eucalyptus globulus), so gut er seinen Eigenschaften nach auch in die Mittelmeerflora paßt, ein Fremdling. Er verdankt seine Anpflanzung dem Bestreben, die fiebererzeugenden

Abb. 245. Macchia (Maquis) in Südfrankreich. Im Vordergrunde links Zistrosen (nach Schimper).

Sümpfe durch schnellwüchsige Bäume zu entwässern. Zwei andere Fremdlinge, die amerikanische Agave (Agave americana) und der amerikanische Feigenkaktus (Opuntia ficus indica) sind sogar stellenweise, weil ihnen das Klima so sehr zusagt, vollständig eingebürgert, so daß sie nun wirklich Charakterpflanzen des Gebietes geworden sind.

Phot. Prof. Michaelsen.

Abb. 246. Schirm-Akazien in der südwestafrikanischen Steppe.

Alle Gebiete, welche in bezug auf zeitliche Verteilung der Regen- und Trockenzeit mit dem Mittelmeergebiete übereinstimmen, wiederholen, wenngleich es sich natürlich um ganz andere Pflanzenarten handelt, den Florencharakter der Mittelmeerländer. Das gilt in besonders hohem Grade vom Kapland, ferner von gewissen süd- und westaustralischen Gebieten, von Kalifornien und von Mittelchile, nur mit dem Unterschiede, daß in allen diesen Gebieten die Flora unendlich viel reicher und vor allem ursprünglicher ist.

Das Grasland. Wir hatten das Herabsinken der Vegetation vom tropischen Regenwalde zum Savannenwald und Dornwald verfolgt. Von da aus ist es, wenn die Trennung von Regenzeit und Trockenzeit eine immer schärfere wird, nur noch ein kleiner Schritt zur tropischen **Savanne** oder Baumgrassteppe, wie wir sie vor allem in Afrika und Südamerika entwickelt finden. Hier hat sich das Verhältnis zwischen den beiden Hauptbestandteilen dieser Vegetation, dem Gras- und Baumwuchs, umgekehrt, indem die mit hohem Grase bestandenen Ebenen nur noch zerstreut Bäume und Sträucher tragen. Im tropischen Afrika besteht die Grasflur entweder aus weicheren, nur meterhohen Gräsern oder aus 4—5 m Höhe erreichenden, härteren Grasformen, die ein Durchdringen nur auf gebahnten Pfaden gestatten. Während der Trockenzeit verdorrt das Gras oberirdisch, und die vorher graugrünliche Ebene nimmt nun ein unschönes Gelbbraun an. „Auf diesem Grunde erheben sich nun in weiten Abständen oder auch dichter zusammengerückt und manchmal einem Park gleichend (Abb. 246), niemals aber im dichten Bestande eines eigentlichen Waldes die verschiedensten Bäume, welche schon aus der Ferne durch ihre charakteristischen Gestalten das Aussehen der Savanne bestimmen. Bald zeichnen Akazien mit schirmförmigen Kronen und zartgefiedertem Laube sich fein am sonnigen Himmel ab, bald geben der Savanne eigentümliche Palmen (Borasus und Hyphaena)

Abb. 247. Colletia cruciata, ein fast blattloses Gewächs der brasilianischen „Campos", mit blattartig abgeplatteten Dornen (nach Kerner).

ein mehr tropisches Aussehen" (Kerner-Hansen, Pflanzenleben. 1921. Bd. 3). Dazu kommt nicht selten sukkulente, kaktusähnliche Wolfsmilch (Euphorbia), die oft Kronen in der Form eines vielarmigen Kandelabers bildet (Abb. 273). Vor allem aber bestimmt der riesenhafte Affenbrotbaum, der Baobab (Adansonia digitata), mit seinem meist kurzen, dicken Stamm und den weit ausgebreiteten Ästen fast überall in Afrika das Gesamtbild der Savanne (Abb. 248). Mit Beginn der Trockenzeit wirft er seine 5—7teiligen Blätter ab, und nur die großen, gurkenförmigen Früchte, die aber weder Menschen noch Affen als Nahrung dienen, hängen an langen Stielen herab. Das Bild der Savanne ist aber in verschiedenen Gegenden durchaus nicht das gleiche, denn außer den Baumgrassteppen kommen in Afrika auch Buschgrassteppen vor, in denen die Bäume zurücktreten und nur noch Sträucher die Holzgewächse vertreten.

Savannen sind übrigens nicht auf die Tropenzone beschränkt, sondern greifen auch über die Wendekreise hinaus, wenn auch so hohe Baumgestalten wie in den tropischen Savannen dann nicht mehr vorzukommen pflegen. In Südafrika (Abb. 246) sind besonders die dornigen Schirmakazien (Acacia horrida) bezeichnend.

Die Llanos der Orinokoebene unterscheiden sich von anderen Savannen durch die überall eingestreuten Palmen. Ein anderes Aussehen gewähren die „Kampos" des brasilianischen Berglandes, da in ihnen die Palmen sehr zurücktreten und anderen, meist niedrigen Bäumen und Sträuchern weichen. Die Holzgewächse haben umgerollte oder reduzierte Blätter oder sind auch stark verdornt, wie die merkwürdige Colletia cruciata mit ihren gekreuzt stehenden, verdornten Zweigen (Abb. 247).

Der tropischen Savanne ähnelt die **Steppe** der gemäßigten Zonen, ihr fehlt aber der Bestand an Holzgewächsen, der die erstere kennzeichnet, und es treten schnell aufsprießende Stauden an deren Stelle. Wir betrachten zunächst das Steppengebiet des europäischen Südostens. Den westlichsten Ausläufer bildet die ungarische Steppe oder „Pußta". Obwohl sie mit der russischen Steppe in keinem Zusammenhange steht, erinnert sie doch in mancher Beziehung an diese. Stellenweise „blüht" Salz aus dem Boden aus wie in Südrußland, und in manchen Teilen ist der Boden ein so reiner Sand, daß Flugsand und Dünenbildung die Folge ist. Die Grundlage des Pflanzenwuchses sind die harten Pußtagräser, wie die Mäusegerste (Hordeum

Abb. 248. Affenbrotbaum (Adansonia digitata), entlaubt.

murinum), Arten der Trespe (Bromus) sowie das Federgras (Stipa pennata), das nach Abschluß der Blütezeit als Flugapparat für die Früchte lange, silberweiße, gefiederte Grannen entwickelt, die, im Winde wallend, einen ganz eigenartigen Anblick gewähren. Im Frühjahr sprießen zwischen den Gräsern mancherlei schönblühende Gewächse empor.

Weit umfangreicher als die ungarische ist die russische Steppe, die sich mit einer Fläche von etwa 50000 Quadratmeilen bis über das Kaspische Meer hinaus erstreckt. Die Witterungsgegensätze sind hier noch bedeutend stärker. Im Herbst und Winter fällt ziemlich viel Regen, der aber vom Boden meistens nicht ausreichend festgehalten wird. Im Sommer dagegen fehlen Niederschläge so gut wie vollständig. Furchtbare Stürme wüten in beiden Jahreszeiten. Wo der Boden humusreich genug ist, um wenigstens für das Frühjahr ausreichend Wasser aufzuspeichern, entsteht eine Vegetation, die starke Übereinstimmung mit derjenigen der Pußta zeigt, besonders bezüglich der Gräser. Wo aber der Boden sandig ist, kann es fast ganz an Pflanzenwuchs fehlen. Im Frühjahr erwacht in gewissen Teilen der Steppe ein reichlicheres Leben von schönblühenden Gewächsen, welche die Trockenzeit durch Bildung von Zwiebeln und Wurzelstöcken überdauern. So finden wir am Nordfuße des Kaukasus an Zwiebelgewächsen die Perlhyazinthe (Muscari), die Vogelmilch (Ornithogalum), den Goldstern (Gagea), den Safran (Crocus) und die Stammform unserer Gartentulpe (Tulipa Gesneriana). Dazu kommen Irisarten wie in der Pußta, z. B. die zwergige Iris pumila. Gehen wir weiter nach Norden

so tritt der Steppencharakter immer schärfer hervor. Steppengräser, graugrünliche Beifußarten, stellenweise auch Disteln, bilden die Grundformen der Vegetation. Dazwischen hier und da Sümpfe mit Rohrdickichten, die den Wölfen willkommene Verstecke bieten. Auch, wo im Frühling sich die vorhin angedeutete, schönblühende Monokotyledonenflora entfaltet, folgen bald andere, hoch aufschießende, grau behaarte Stauden auf die schnell verdorrte Frühlingspracht. Wenn die Sommerhitze weitersteigt, stirbt alles oberirdische Pflanzenleben bald dahin und schließlich, im Herbst, treiben die Stürme die dem Boden entrissenen, trockenen Pflanzenreste ballenweise als „Steppenhexen" über die weite Ebene.

Die nordamerikanische Prärie, die wir als nächstes Beispiel betrachten, erinnert in Illinois, Wisconsin und Minnesota mit ihrem eingestreuten Baumwuchs noch an norddeutsche Weideflächen. Weiter nach Westen erst entsteht mit zunehmender Trockenheit die baumlose eigentliche Prärie, die nur an den Flußläufen schmalen „Galeriewald" kennt. Von den Präriegräsern sei nur das über mannshohe Büffelgras (Buchloë dactyloides) genannt. Die riesigen Büffelherden aus der Zeit der Indianerherrschaft sind heute fast ausgerottet, und unermeßliche Herden von Haustieren sind an ihre Stelle getreten. Von den zahlreichen Pflanzen, welche dem Graswuchs der Prärie beigemischt sind, seien nur zwei Beispiele genannt, weil es sich um Pflanzen handelt, die uns auch in Europa wohlbekannt sind. Die eine ist die Sonnenblume (Helianthus annuus), die einer artenreichen amerikanischen Gattung angehört und heute in unseren Gärten weitverbreitet ist; die andere, die Nachtkerze (Oenothera biennis), ist sogar bei uns völlig eingebürgert und tritt stellenweise, z. B. an Eisenbahndämmen, unkrautartig in Massen auf. Auch Stauden und Sträucher erscheinen in größerer Zahl. In den südlichen Prärien muß ein großer Teil der Gräser der sommerlichen Hitze und Trockenheit wegen den Platz solchen Pflanzen räumen, welche der Trockenheit besser angepaßt sind. Vor allem treten Kakteen in Gestalt von Opuntia-Arten, Echinocactus usw. auf. Aber auch Agaven und Yucca-Arten geben diesen südlichen Prärien ein ganz anderes Aussehen.

In Südamerika bilden das größte Steppengebiet die Pampas Argentiniens und Uruguays. Es sind unermeßliche Grasfluren ohne oder fast ohne Baumwuchs, nur von den die Flüsse begleitenden Galeriewäldern durchzogen. Ganz im Westen allerdings geht die Pampa in eine savannenähnliche Strauchsteppe über, auf der östlichen Pampa herrschen jedoch die xerophilen Gräser, darunter das prachtvolle Pampagras (Gynerium argenteum) mit 1—3 m langen Blättern, das allerdings nur an feuchteren Stellen wächst.

Während in den Savannen und Steppen es in erster Linie die Bodentrockenheit ist, welche den Baumwuchs begrenzt oder gar unmöglich macht, sind es bei der Entstehung der **Wiesen**, so ähnlich durch ihre Pflanzendecke Steppen und Wiesen bisweilen auch werden können, andere Faktoren, welche die Holzgewächse unterdrücken. Unsere heimischen Wiesen mit ihren hygrophilen Gräsern sind meistens Kunstwiesen, welche ebensogut Wald tragen könnten, weil in der Regel der Untergrund ausreichend durchfeuchtet ist. Hier ist es lediglich das regelmäßige Abmähen und der Weidebetrieb, was den Wald unmöglich macht. Die trotzdem hier und da aufsprießenden Sträucher und Bäume zeigen jedoch, daß ohne Zutun des Menschen der Wald sehr bald wieder Besitz von dem ihm entrissenen Gelände ergreifen würde.

Abb. 249. Sahara: Sanddünen bei Biskra mit Dornsträuchern (nach Schimper).

Da Wiesen sich vielfach als Begleiter der großen Stromsysteme finden, so liegt es nahe, hier einen ursächlichen Zusammenhang zu vermuten. In der Tat sind die zur Zeit der Eisbedeckung auftretenden Überschwemmungen mit ihrer rasierenden Wirkung der treibenden Eisschollen ausreichend, um aufsprießende Holzgewächse zu vernichten. Im Gebirge wirken abrutschender Schnee, Lawinenbildung, starke Kälte und Stürme in der gleichen Richtung, und wie an den Meeresküsten der Wind dem Waldwuchse hinderlich ist, wurde schon früher erörtert. Vielfach werden auch kleine Unterschiede des Bodens das wechselnde Auftreten von Wald und Wiese bedingen, denn ein durchlässiger oder seitlich, von einem Flusse her durchfeuchteter Boden wird den Holzgewächsen günstig sein, während ein wenig durchlässiger und deshalb nur oben genügend feuchter Boden die Grasflur begünstigt. Üppige ursprüngliche Wiesen weist das Amurgebiet auf, ferner Kamtschatka und die Insel Sachalin, vielfach freilich mit parkartigem Baumwuchs, und dadurch zeigend, wie schwankend die Grenze zwischen Wald- und Wiesengelände ist. Zu den Wiesen im weiteren Sinne gehören außer den Niederungswiesen oder Schwemmlandwiesen auch noch die Matten oder Gebirgswiesen (Tafel XIV). An geneigten Flächen gehen sie oft weit unter die Baumgrenze hinab. Schneedruck, insbesondere Lawinenbildung, ist hier das Bewaldungshindernis.

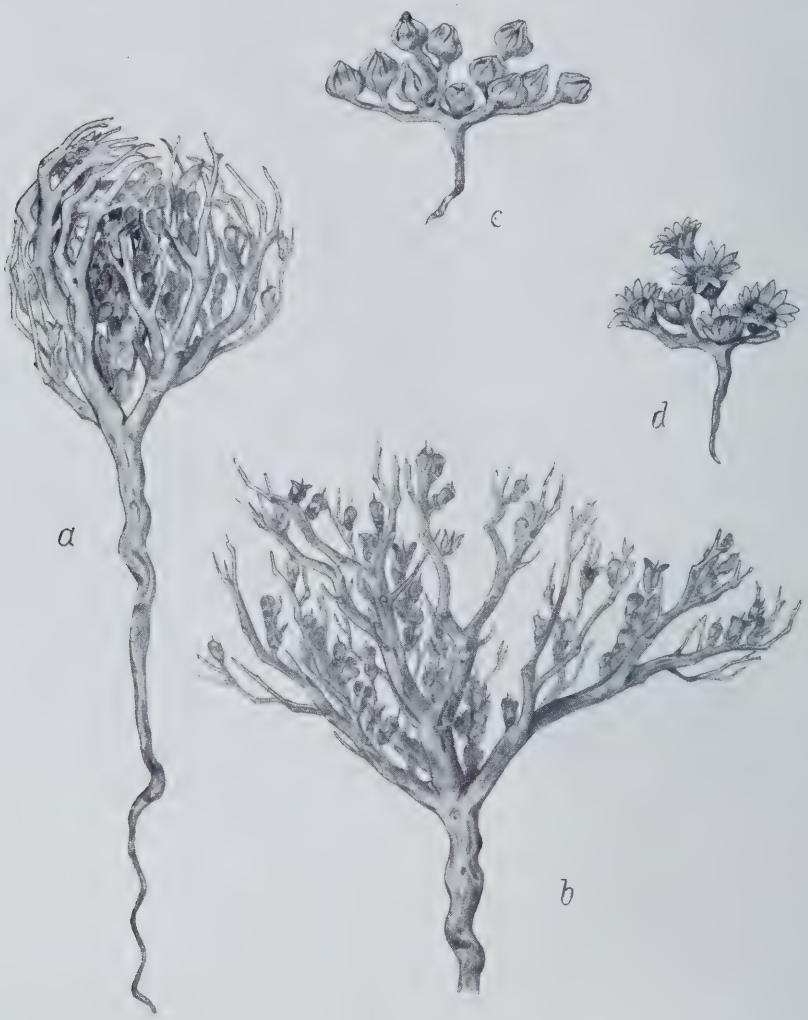


Abb. 250. Zwei als „Rosen von Jericho" bezeichnete Wüstenpflanzen.
a Anastatica hierochuntica, trocken; b dieselbe befeuchtet; c Odontospermum (Asteriscus) pygmaeum, trocken; d dasselbe befeuchtet (nach der Natur und nach Graebner).

Wüstensteppe und Wüste. Die Einschaltung der Wiesen in unsere Darstellung war ein Schritt seitwärts von dem vorgezeichneten Wege, insofern hier ganz andere Faktoren als zunehmende Trockenheit die Vegetationsdecke bestimmen. In die Reihe: Regenwald, Monsunwald, Savannenwald, Savanne, Steppe fügt sich also die Wiese nicht ein, sondern sie steht abseits davon, und die Vervollständigung der ursprünglichen Reihe führt uns nunmehr zu der **Wüste** als Endglied und der **Wüstensteppe** als Übergangsglied. In den Wüsten, für die uns die Sahara zunächst als Beispiel dienen mag, ist der Gipfel der Trockenheit erreicht. Hier werden die Bedingungen so ungünstig — teilweise auch durch hohen Gehalt des Bodens an Chlornatrium —, daß nicht nur der Waldwuchs unterdrückt ist, sondern alles

Pflanzenleben verkümmert oder verschwindet. Wenn wir absehen von den bewirtschafteten und bewohnten Wasserstellen der Wüste, den Oasen, in denen eine Reihe von Kulturpflanzen, vor allem die Dattelpalme, üppig gedeihen, so herrscht dort, wo überhaupt ein Pflanzenleben möglich ist, nur wenige Wochen des Jahres eine ausreichende Feuchtigkeit. Um so bewundernswerter ist es, daß es unter diesen Umständen doch noch selbst „einjährige" Wüstenpflanzen gibt, die es fertig bringen, in etwa 1 Monat ihre ganze Entwicklung durchzumachen.

Sehr verschieden ist die Bodenform der Sahara. Nur zum Teil ist sie eine gewaltige Sandfläche, in welcher der Wind mächtige Dünen aufgeworfen hat (Abb. 249). An anderen Stellen besteht der Boden aus grobem Kies oder zerborstenen Steinblöcken. Während anderswo das Wasser die Hauptursache der Verwitterung entstehenden Gesteines ist, sind es in der Wüste die Gegensätze der Tages- und Nachttemperatur, welche das Gestein zersprengten und zermürbten, worauf der Wind seine sondernde Tätigkeit aufnimmt, die zur Folge hat, daß hier eine Sandwüste, dort eine Kieswüste, weiterhin eine Steinblockwüste oder gar noch ein Gebiet mit anstehendem Fels sich findet. Alle diese Wüstenformen haben ihre Flora, selbst die aus der Ferne ganz kahl erscheinenden Felsen. Hier ist z. B. der Standort eines Kreuzblütlers, den Linné als „Rose von Jericho" (Anastatica hierochuntica) bezeichnet hat (Abb. 250a), obwohl wahrscheinlich nicht diese Pflanze, sondern der ebenda wachsende Korbblütler Asteriscus pygmaeus die „Rose" der Pilger war (Abb. 250b). Beide Pflanzen führen, wenn sie die Samen gereift haben, merkwürdige hygroskopische Bewegungen beim Trocknen und Anfeuchten aus. Anastatica krümmt beim Trocknen ihre blattlosen Zweige zu einer Kugel zusammen, um sie bei Regenwetter auszubreiten, Asteriscus legt die Hüllblätter seines Blütenkörbchens dachartig zusammen, um sie bei Anfeuchtung zu öffnen; und diese Bewegungen scheinen mit der Ausstreuung der Samen und Früchte in Zusammenhang zu stehen, die am zweckmäßigsten natürlich bei feuchtem Wetter erfolgt. In der Felsenwüste finden wir auch den Kappernstrauch (Capparis spinosa), der im Gegensatz zu den meisten Wüstenpflanzen ausgebildete Blätter hat. Und ebenda klammert sich die unscheinbare Mannaflechte (Lecanora esculenta) an den Boden an, von dem der Wind sie oft losreißt, um sie meilenweit davonzutragen.

Der Pflanzenwuchs der Wüste ist nirgends ein geschlossener, wie etwa auf der Wiese, wo kein Plätzchen unbesetzt bleibt. In weiten Abständen findet man die Pflanzen verteilt. Jeder Wettbewerb zwischen den Pflanzen selbst hat aufgehört, und von einer „Lebensgemeinschaft" kann also nur noch insofern die Rede sein, als alle diese Gewächse imstande sein müssen, der Ungunst der Boden- und Klimabedingungen zu trotzen. Zwei Wasserquellen kommen für die Wüstenpflanzen in Betracht: das Regenwasser und das Grundwasser. Zu den Regenpflanzen gehören zunächst die vorhin erwähnten Kräuter. Einige von ihnen besitzen trotz ihrer kurzen Lebensdauer die Fähigkeit der Wasserspeicherung, denn das Wasser, das die Pflanze in der kurzen Regenperiode an sich gerissen hat, muß ausreichen, bis die Samen gereift sind und die Pflanze verdorrt und vom Erdboden verschwindet. Ganz auf den Regen angewiesen sind auch viele mehrjährige Gewächse, deren oberirdische Teile nach einer überaus kurzen Vegetationszeit verdorren. Unter diesen ist auch eine Anzahl von Knollen- und Zwiebelgewächsen vertreten. Die mehrjährigen

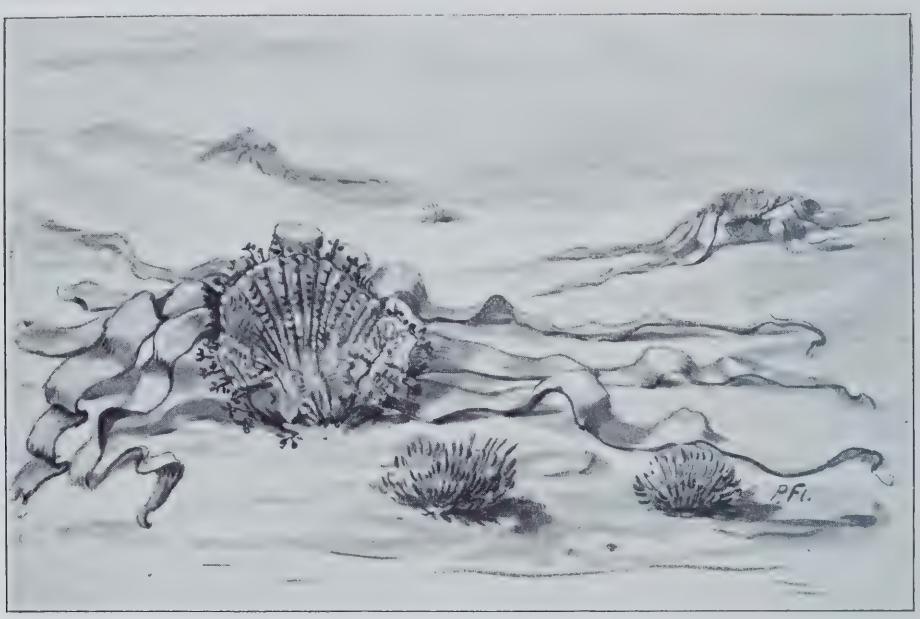


Abb. 251. Die Welwitschie (Tumboa Bainesii), eine südwestafrikanische Wüstenpflanze.

Grundwasserpflanzen sind jedoch die merkwürdigsten, denn bei ihnen finden wir entsprechend dem außerordentlich niedrigen Grundwasserstande ein Wurzelsystem von fabelhafter Länge, das wohl oft weit mehr als das zwanzigfache der Höhe der oberirdischen Organe beträgt. Unter diesen Gewächsen befindet sich auch eine Anzahl von Holzgewächsen, die sich zu Beginn der Regenzeit belauben. Aber die Sahara weist auch eine stattliche und doch krautige Grundwasserpflanze auf, die unseren Gurken verwandte Koloquinthe (Citrullus colocynthis). Die langen, saftigen verhältnismäßig großblättrigen Sprosse grünen den ganzen Sommer hindurch und entwickeln Früchte von Kindskopfgröße, so daß man den Eindruck hat, daß die Pflanze besonders gut gegen Wasserverlust geschützt ist. Daß dem jedoch nicht so ist, erkennt man an dem sehr schnellen Welken abgerissener Zweige. Nur die dauernde Verbindung mit dem Grundwasser ermöglicht eine so auffallende Entwicklung einer Wüstenpflanze.

Was die Verbreitung der Wüsten betrifft, so zieht sich ein Wüstengürtel vom Atlantischen Ozean bis nach China, hier und da durch wüstenähnliches Gebiet, die sogenannte Wüstensteppe, unterbrochen. Der ausgedehnteste Teil dieses Gürtels ist die Sahara, an sie schließt sich die ägyptisch-arabische Wüste, dann folgen das west- und zentralasiatische Wüstengebiet. Und zwischen dem 30. und 45. Breitengrade wiederholt sich das Schauspiel der Wüste auch in Nordamerika, wo das Coloradoplateau mit seinen Cañons, eine pflanzenarme Felsenwüste von monumentalem Charakter, und das „große Becken", ein fast baumloses Wüstengebiet, die Hauptteile darstellen. Hier fand sich einst ein größeres Binnenmeer, wie der große Salzsee als ein Überrest desselben beweist. Der Süden dieser Wüste erhält durch das Auftreten von Kakteen, unter denen der riesige, vielästige Cereus

giganteus (Abb. 220) die auffallendste Erscheinung ist, bereits mexikanisches Gepräge. So kann man sagen, daß ein, allerdings stark unterbrochener Wüstengürtel die ganze nördliche Halbkugel durchquert. Die gleiche Erscheinung, nur den geringeren Landmassen entsprechend weniger umfangreich, wiederholt sich auf der südlichen Halbkugel, wo die west- und inneraustralische Wüste, das südafrikanische Wüstengebiet und der südamerikanische, sich von Nordchile nach Peru erstreckende Wüstenstreifen die Teilgebiete darstellen. Es würde eine reizvolle Betrachtung sein zu untersuchen, wie trotz der sehr verschiedenen systematischen Zusammensetzung der Flora dieser Gebiete doch immer wieder die gleichen Anpassungsformen an die gleichartigen Bedingungen sich wiederholen. Doch muß in dieser Beziehung auf das verwiesen werden, was bei der Besprechung der Xerophyten auseinandergesetzt wurde. Nur mit der Kalahariwüste wollen wir eine Ausnahme machen, um noch eine ihr eigentümliche Wüstenpflanze kennenzulernen, die wohl das Merkwürdigste ist, was die Gruppe der Blütenpflanzen hervorgebracht hat. Es ist die seit 1860 bekannte Welwitschie (Abb. 251), benannt nach ihrem Entdecker Welwitsch, die allerdings nach der Prioritätsregel den Namen „Welwitschia mirabilis“ jetzt gegen den 2 Jahre älteren Namen „Tumboa Bainesii“, den ihr der Arzt Welwitsch selbst 1861 gegeben hatte, wieder hat vertauschen müssen. Man betrachtet das wunderbare Gewächs als Vertreter einer eigenen Familie oder wenigstens Unterfamilie der nacktsamigen Pflanzen. Trotz des hohen Alters, das die Pflanze erreicht — man spricht von hundertjährigen Stücken —, ragt der holzige Stamm bei einem Umfange von 4 m, den er bei den größten beobachteten Exemplaren erreicht, nur 10—20 cm aus dem Boden heraus. Er besitzt oben eine breite Endfläche, die im Alter vielfach gewulstet und durch eine Furche in zwei Hälften geteilt ist. Eine mächtige Pfahlwurzel dringt in die Tiefe des Wüstenbodens bis zum Grundwasserspiegel ein. Unterhalb des Randwulstes der Endfläche entspringen die beiden einzigen, lederartigen, an ihrem Grunde fortwährend nachwachsenden und am Ende absterbenden Blätter der Pflanze. Sie sind meistens 2 m lang, erreichen aber bei alten Stücken bis zu 4 m Länge und liegen anfangs dem Boden wie zwei Riemen auf, reißen aber später der Länge nach mehrfach ein. Aus dem Rande der Endfläche entspringen ferner die Blütensprosse mit den zapfenförmigen, männlichen und weiblichen Blütenständen, von welchen die weiblichen zu 5—8 cm langen Fruchtzapfen werden, die an Tannenzapfen erinnern. Die Verbreitung dieses Pflanzenwunders ist nur ganz beschränkt. Man findet es im wesentlichen nur zwischen dem Swakopfluß und dem Kunene, den letzteren etwas überschreitend. Wegen des außerordentlich langsamen Wachstums und des beschränkten Vorkommens ist leider zu befürchten, daß seine Tage gezählt sind.

Die Heide. Auf den vorangehenden Seiten haben wir gesehen, wie mit der Abnahme des den Pflanzen dargebotenen Wassers die Vegetation eingeschränkt wird, sich der Trockenheit anpaßt und schließlich verarmt. Nun spricht aber außer dem Wasser noch eine Reihe anderer Faktoren bei der Ausbildung der Pflanzenvereine mit. Das kam schon bei der anhangsweise bereits betrachteten Wiesenformation zur Sprache, und es bleibt uns übrig, unsere Betrachtungen nach dieser Richtung noch zu ergänzen. Als erstes ist die Nährstoffarmut des Sandbodens zu nennen. Dem Bewohner des norddeutschen Flachlandes mit seinen ausgedehnten

diluvialen Sand- und Kiesablagerungen sind zur Genüge die ärmlichen Pflanzengesellschaften bekannt, die sich auf reinem Sandboden noch zu halten wissen, besonders ärmlich dann, wenn zu der Nährstoffarmut des Bodens noch die Trockenheit hinzukommt. Die Hauptrolle spielen dann einige Moose, wie z. B. das Haarmoos Polytrichum piliferum, sowie die Flechten, insbesondere aus der Gattung Cladonia. Wo die Bodentrockenheit keinen zu hohen Grad erreicht, siedelt sich dann vor allem das „Heidekraut" oder die Besenheide (Calluna vulgaris) an, und wo auf weite Strecken diese Bedingungen — Nährstoffarmut und ausreichende Feuchtigkeit — gleich bleiben, bildet sich die typische **Heideformation** aus, wie sie uns besonders in Nordwestdeutschland, vor allem in der „Lüneburger Heide", entgegentritt. Ihre Charakterpflanze ist, wie gesagt, Calluna vulgaris, ein Gewächs, das durch fast ganz Europa bis Sibirien verbreitet ist und auch in Nordamerika an einigen Stellen nahe der atlantischen Küste gefunden wird. Da diese „gesellig wachsende" Pflanze in unseren Heidegebieten fast die ganze Bodenfläche erobert hat und auch die Kuppen der Mittelgebirge bedeckt, so ist sie an Individuenzahl wohl allen deutschen dikotylen Gewächsen überlegen und in ihrer „physiognomischen" Bedeutung den Gräsern vergleichbar. Abgesehen von der Nährstoffarmut des Bodens im allgemeinen ist höchste Kalkarmut noch ein besondere Bedingung für ihr Gedeihen. Der Sandboden, auf dem sich der $^1/_4$ bis 1 m hohe Zwergstrauch angesiedelt hat, bedeckt sich bald mit einem aus den abgestorbenen Resten des Heidekrauts und seiner Begleitpflanzen entstehenden sauren Heidetorf. Auch kann Calluna auf vorhandenen Moorboden vordringen, scheut somit auch nassen Boden nicht, wenn er nur die Bedingung der Nährstoffarmut und Kalkarmut erfüllt. Der Bau der Pflanze mit ihren winzigen Blättern und den versteckliegenden Spaltöffnungen ist ausgesprochen xerophil, und so kommt es, daß Calluna auf wasserarmem Sandboden sich als wassersparende, freilich dann auch sehr langsam wachsende Pflanze bewähren kann. Die Hauptbedeutung des xerophilen Blattbaues aber tritt im Winter hervor, wenn der gefrorene Boden keine Wasseraufnahme mehr gestattet und langsamste Transpiration zum Lebensbedürfnis wird. Die Fähigkeit, auf nährstoffarmem Boden fortzukommen, besitzt auch noch eine Reihe anderer Pflanzen, die sich deshalb dem Heidekraut zugesellen (Glockenheide, Heidelbeere, Preißelbeere, Besenginster u. a.). Auch Bäume, wie Birken und Weiden, treten stellenweise hinzu, vor allem aber als eine Charakterpflanze ersten Ranges der Wacholder (Juniperus communis), der hier und da scharenweise auftritt und dann der Heidelandschaft ein fast feierliches Gepräge geben kann. Wo die Feuchtigkeit des Bodens zunimmt, können sich Torfmoose ansiedeln und die Heide kann hier in ein Heide- oder Hochmoor übergehen, von dem aber in anderem Zusammenhange erst genauer die Rede sein soll.

Die Polargebiete. Der Nährstoffarmut des Bodens reihen wir als weitere, die Vegetation beschränkende Bodeneigenschaft die andauernd tiefe Bodentemperatur an, wie wir sie in den polaren Gebieten der Arktis und Antarktis verwirklicht finden. Mit dem Namen „Arktis" bezeichnet man das der Hauptsache nach nördlich vom nördlichen Polarkreis gelegene Ländergebiet Europas, Asiens und Amerikas, in welchem die Ungunst des Klimas keinen sich nennenswert über den Boden erhebenden Pflanzenwuchs mehr aufkommen läßt. Als natürliche Grenzlinie kann die nördliche Baumgrenze gelten. Die Ursache für das Fehlen

Blühende Alpenmatte im Gebiet der Kalkalpen.

IBRARY
OF THE
UNI ERSITY OF ILLI OI

von Bäumen liegt hauptsächlich darin, daß infolge der unter 0° bleibenden mittleren Jahrestemperatur der Boden in einer gewissen Tiefe auch im Sommer gefroren bleibt, also nur oberflächlich auftaut, so daß keine Pflanzen mit tiefgehenden Wurzeln, wie es die größeren Holzgewächse sind, hier mehr gedeihen können. Daß sich trotz Kälte, Eis und Schnee, trotz eisiger Stürme und großer Lufttrockenheit aber auch in diesen unwirtlichen Gebieten noch ein, stellenweise sogar reizvolles, Pflanzenleben hat entwickeln und erhalten können, das verdanken sie dem Umstande, daß im Polargebiet im Sommer die Tage lang und die Nächte kurz sind, ja daß in der

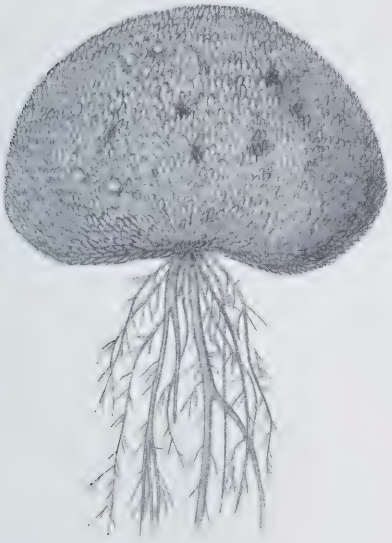


Abb. 252. Draba alpina vom Kap Tscheljuskin als Beispiel eines stark ausgeprägten Polsterwuchses (nach Kjelman).

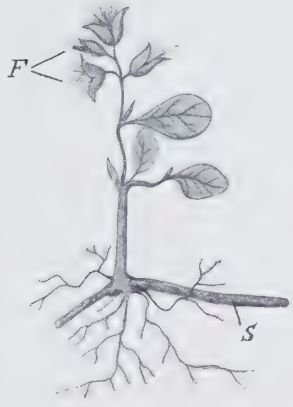


Abb. 253. Die Polarweide (Salix polaris) als Beispiel stärkster Verkümmerung eines arktischen Holzgewächses (nat. Größe). S unterirdisch kriechendes Stämmchen, F aufgesprungene Früchte (nach Schimper).

Zeit um die Sonnenwende die Tageshelligkeit durch gar keine Nacht unterbrochen wird. So wird in der Zeit der Mitternachtssonne nicht nur die Wärmezufuhr eine dauernde, wenn auch, dem Sonnenstande entsprechend, natürlich wechselnde, sondern vor allem wird der Assimilationsvorgang keinen Augenblick völlig unterbrochen, da ihm ja fortdauernd Sonnenenergie zur Verfügung steht. Wie verhältnismäßig günstig sich dann die Wärmeverhältnisse gestalten können, mag das folgende Beispiel zeigen. Am 7. Juli herrschte im Bell Sund auf Spitzbergen eine Lufttemperatur von $+4{,}7^0$ C in 1 m Höhe über dem Boden. Die oberen Bodenschichten hatten sich jedoch bereits so stark erwärmt, daß das Thermometer auf der Oberfläche des Pflanzenpolsters $+15{,}5^0$ C zeigte. Dabei war der Boden von 30—35 cm Tiefe an gefroren. Solche Bedingungen reichen aber aus, um während des kurzen Sommers ein leidliches Pflanzenleben zu unterhalten, und so findet man, um bei unserem Beispiel zu bleiben, auf Spitzbergen immer noch nicht weniger als 120 Blütenpflanzen und mehrere Hundert blütenlose Pflanzen.

Man hat des öfteren die Lebensverhältnisse der Hochgebirge südlicherer Gebiete mit dem Polargebiet verglichen, und gewisse Florenähnlichkeiten weisen in der Tat

auf gleichartige Wirkungen hin. Vor allem ist der Polsterwuchs in beiden Gebieten sehr verbreitet. Er wird vortrefflich veranschaulicht durch das aus Hunderten von Ästchen bestehende, fast kuglige Polster von Draba alpina (Abb. 252), dem man die Verwandtschaft mit unserem Frühlings-Hungerblümchen (Draba verna) wirklich nicht mehr ansehen kann. Außer dem Polsterwuchs sind auch noch andere „xerophile Merkmale" an der arktischen Vegetation zu beobachten, die sich im Hochgebirge wiederholen.

Der zirkumpolare Teil der Arktis hat den Charakter der Eiswüste und bietet nur mikroskopischen Algen Existenzbedingungen dar. Wo aber im Sommer der Schnee forttaut, da bildet sich das aus, was man **Tundra** nennt. Diese von den Bewohnern des nördlichen Sibiriens stammende Bezeichnung bezieht sich ursprünglich auf die Ebene östlich der Lena. Heute verstehen wir darunter ein Vegetationsgebiet, das wegen des in der Tiefe gefroren bleibenden Bodens baumlos und mit einer nur niedrigen Pflanzendecke überzogen ist. Von Moosen sind die Gattungen Haarmoos (Polytrichum) und Torfmoos (Sphagnum) hervorzuheben; unter den Flechten treten besonders die Cladonien mit der Rentierflechte (Cladonia rangiferina) hervor. Wo im Sommer der Boden trocken und damit wärmer wird, tritt neben Moosen eine Reihe von Blütenpflanzen auf, von denen die Zwergazalee der Alpen (Loiseleuria procumbens) genannt sei. Zwergweiden sind als Vertreter größerer Holzgewächse zu nennen (Abb. 253). Doch haben sie sich der Unwirtlichkeit des Klimas dadurch angepaßt, daß sie einen unterirdisch kriechenden Stamm besitzen.

Die klimatischen Verhältnisse der Antarktis, also des Gebietes um den Südpol, sind bedeutend ungünstiger. Hier herrscht ein ozeanisches Klima mit stärkerem Ausgleich der jährlichen Temperaturschwankungen. Die Winter sind fast so kalt, aber die Sommer weniger warm als im Norden. Infolgedessen bleibt die Sommertemperatur in der Antarktis fast dauernd unter dem für die Funktionen der höheren Pflanzen nötigen Minimum. Haben doch auf der Seymourinsel (64° südl. Br.), also in entsprechender Lage wie etwa Drontheim, die 3 Sommermonate eine Durchschnittstemperatur von — 2,15° C. So kommt es, daß das Südpolargebiet so gut wie keine Blütenpflanzen besitzt, und daß nur Moose und Flechten dort notdürftig gedeihen.

Der Meeresstrand. Es wurde schon früher bemerkt, daß auch die chemische Zusammensetzung des Bodens vielfach die Bodenflora bestimmt. Insbesondere der kohlensaure Kalk übt durch seine Gegenwart oder sein Fehlen starke Wirkungen aus. Ein ganz besonders bestimmender Einfluß kommt aber dem Chlornatrium im Boden zu, zunächst insofern, als es offenbar baumfeindlich wirkt. Allerdings haben ja gewisse Holzgewächse, wie die Mangroveformation zeigt, sich ihm anzupassen vermocht. Im allgemeinen ist aber doch der Meeresstrand baumfrei und weist jene merkwürdige xerophile **Salzbodenflora** auf, von der schon früher die Rede war. Bezeichnend für den Meeresstrand sind vielfach der Flugsand und die durch den Wind daraus geformten **Dünen**. Der Chlornatriumgehalt ist hier naturgemäß geringer als am flachen Meeresstrande, und der xerophile Charakter mancher Dünenpflanzen, z. B. des Strandhafers (Elymus arenarius und Ammophila arenaria), steht deshalb wohl mehr mit dem ungleichen Wassergehalte des Bodens in Zusammenhang. Die Ausbildung langer, im Sande kriechender Grundachsen ist für eine ganze

Anzahl von Dünenbewohnern charakteristisch, so für die Sandsegge (Carex arenaria) und die beiden Strandhaferarten. Daß das „Wandern" der Dünen mit an der Unterdrückung des Baumwuchses beteiligt ist, sei auch noch hervorgehoben. Dünenbildung tritt übrigens nicht nur am Meeresstrande auf, sondern findet sich dort, wo das Material dafür, der lose Sand, vorhanden ist, auch im Binnenlande in Gestalt der Binnendünen, welche in ihrer Flora an die Stranddünen erinnern.

Sumpf und Moor. Wir sahen bis jetzt, wie bei nährstoffreichem Boden, entsprechend seiner verschiedengradigen Befeuchtung, sich die verschiedensten Vegetationsformen, vom tropischen Regenwalde bis zur Wüste, ausbilden können, wie ferner Wiesen, Heiden, Tundren, Salzboden- und Dünenfloren durch andere, besondere Bedingungen hervorgerufen werden. Aber ein vegetationsbestimmender Faktor ist bis jetzt noch nicht erörtert worden, nämlich das Übermaß des Wassers im Boden, insbesondere das im Boden stillstehende, stagnierende Wasser, eine Erscheinung, die oft durch für Wasser undurchlässigen, tonreichen Untergrund hervorgerufen wird. Dadurch, daß die Bodenluft vollständig verdrängt ist, weil alle Zwischenräume der Bodenteilchen von Wasser ausgefüllt sind, ist das Aufkommen der meisten mit sauerstoffbedürftigen Wurzeln versehenen Holzgewächse unmöglich gemacht. Nur gewisse, mit Atemwurzeln versehene Holzgewächse fremder Zonen, von denen schon früher die Rede war, machen eine Ausnahme, und von einheimischen Bäumen und Sträuchern sind vor allem die Erlen und Weiden gegen stagnierendes Wasser wenig empfindlich. Die Erfüllung des Bodens mit Wasser hat zur Folge, daß alle absterbenden Pflanzenteile sich unter Ausschluß von Sauerstoff oder doch bei mangelhaftem Sauerstoffzutritt zersetzen, und die dabei entstehenden Humussäuren machen vielen Pflanzen die Ansiedlung unmöglich. So treten vor allem die echten Gräser (Gramineen) hinter den kieselsäurereichen Sauer- oder Riedgräsern (Zyperazeen) und den Binsen (Juncazeen) zurück. Es entsteht die Sumpfwiese oder gar der mit offenen Tümpeln versehene Sumpf, dessen einheimische Charakterpflanzen — Riedgräser, Schilfrohr, Rohrkolben, Schwertlilien, Igelkolben, Froschlöffel, Wasserschierling, Schachtelhalm usw. — allbekannt sind.

Durch Anhäufung halbzersetzter Pflanzensubstanz infolge unzureichenden Luftzutritts entsteht schließlich die an saurem Humus reiche Bodenform, die man als „Torf" bezeichnet, und so können Niederungssümpfe in Wiesenmoore oder Flachmoore übergehen, die sich in ihrem Pflanzenwuchs zunächst nur wenig von den Sumpfwiesen unterscheiden. Indem ihr Boden jedoch durch fortgesetzte Torfbildung allmählich in die Höhe wächst und auf diese Weise sich dem nährsalzreichen Grundwasser entzieht, entstehen neue Bedingungen für die Pflanzenwelt. Wir haben es jetzt mit einem sich mehr und mehr emporwölbenden Hochmoor zu tun, das man, weil es sich auf nassem Heideboden auch selbständig, d. h. ohne vorausgehendes Flachmoor entwickeln kann, auch Heidemoor nennt. Auch in nassen Wäldern kann eine ähnliche Moorform, das Waldmoor, sich entwickeln und emporwachsend den Wald allmählich zum Absterben bringen.

Noch auf einem anderen Wege können Moore entstehen. Wo der Grundwasserspiegel sich dauernd über den Boden erhebt, bilden sich stehende Gewässer aus, Teiche und Seen, an denen sich dann eine Uferflora ansiedelt, welche der Sumpfflora vielfach ähnelt, aber vor dieser dadurch im Vorteil ist, daß sie dauernd

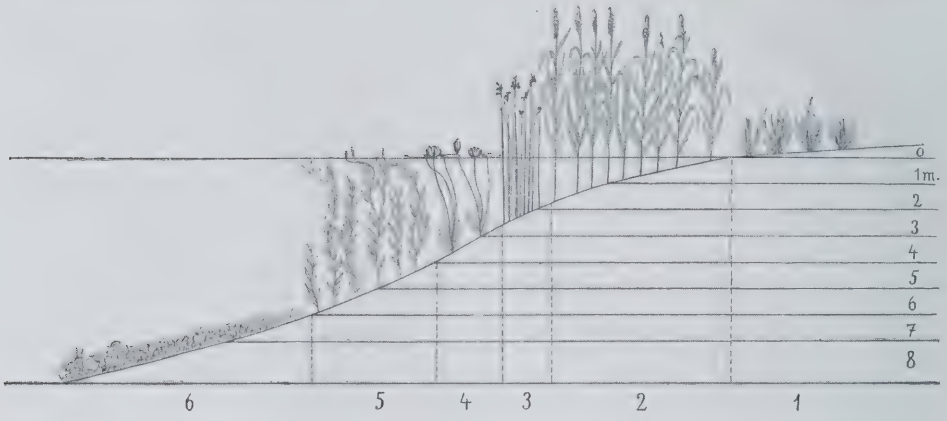


Abb. 254. Pflanzenzonen eines Seeufers.
1 Gräserzone, 2 Schilfzone (Phragmites), 3 Binsenzone (Scirpus), 4 Seerosenzone, 5 Laichkrautzone (Potamogeton), 6 Zone der Armleuchteralgen und Moose (nach Hentschel).

von sauerstoffreichem Wasser bespült wird, und daß es infolge der größeren Wassermengen nicht zu so starker Anhäufung von Humussäuren kommt. Am meisten trifft das natürlich für die ähnliche Uferflora der Bäche und Flüsse mit ihrem schnellen Wasserwechsel zu. An den Ufern der Seen und größeren Teiche Mitteleuropas lassen sich mehrere Florengürtel unterscheiden (Abb. 254). Der äußerste dieser Gürtel besteht meistens aus dem gemeinen Schilfrohr (Phragmites communis) Ihm reihen sich seewärts gewöhnlich größere Binsen, wie Scirpus lacustris, an, begleitet von Pflanzen ähnlicher Lebensweise, wie Pfeilkraut (Sagittaria), Froschlöffel (Alisma), Wasserliesch (Butomus). Wo das Wasser zu tief wird, hört dieser Schilf- und Binsengürtel auf und es folgen die eigentlichen Wasserpflanzen, und zwar zunächst hauptsächlich See- und Teichrosen (Nymphaea, Nuphar) mit schwimmenden Blättern, bis endlich ein dritter Gürtel fast ganz aus untergetauchten Wasserpflanzen, wie den zahlreichen Laichkräutern (Potamageton), besteht. Beobachtet man einen sich selbst überlassenen Teich durch Jahre hindurch, so kann man feststellen, daß der Schilfgürtel sich immer mehr verbreitert und in den Teich hineinwächst, während dessen Tiefe abnimmt, indem fortgesetzt halbverwese Pflanzenreste sich am Boden aufhäufen. Vom Ufer her dringen rasenbildende Gräser in den Schilfgürtel ein, die Schilfvegetation läßt hier nach, und so „verlandet" der Teich nach und nach und wird zu einem Wiesenmoor, dessen schwankender Boden noch lange Zeit seine Entstehung verrät. Daß die Entwicklung dann noch weiter bis zur Hochmoorbildung gehen kann, wurde schon dargelegt.

So ist das Moor das Endprodukt einer Anzahl verschiedener Entwicklungsreihen. Da es eines der merkwürdigsten Vegetationsgebiete unserer Heimat darstellt, mag es zum Schlusse noch etwas genauer betrachtet werden. Wie aus dem vorhin Ausgeführten hervorgeht, sind das **Wiesen-** oder **Flachmoor** und das **Heide-** oder **Hochmoor** in ihren Lebensbedingungen und oft auch in ihrer Entstehung durchaus verschieden. Das Hochmoor ist entweder von vornherein auf einem nährsalz- und vor allem kalkarmen Boden entstanden, oder es ist zum Hochmoor geworden, indem

es seine Vegetation durch Emporwachsen dem nährsalzreicheren Grundwasser entzogen hat. Da die Mächtigkeit der abgelagerten Pflanzensubstanz bei einem alten Hochmoor in der Mitte bis zu 10 m betragen kann, so ist es verständlich, daß die lebende Pflanzendecke eines solchen Moores nur noch von demjenigen Wasser gespeist wird, das als atmosphärischer Niederschlag in die Oberfläche eingedrungen ist und durch Kapillarität festgehalten wird. Frei von Nährsalzen ist dieses Wasser natürlich nicht, denn erstens werden durch Absterben von Pflanzenteilen fortgesetzt anorganische Stoffe frei, zweitens führt verwehter Staub gleichartige Stoffe dauernd aus Nachbargebieten hinzu. Verbrennt man eine vorher getrocknete Bodenprobe aus den oberen, erdigen Schichten eines Hochmoores, so ergibt sich das Verhältnis der verbrennlichen (organischen) Substanz zu den unverbrennlichen (mineralischen) Stoffen wie 5 : 2, während es sich bei guter Humuserde wie 1 : 2 stellt. Daraus ergibt sich aber, wie nährstoffarm im Vergleich zu dem Wasser gewöhnlichen Humusbodens, das in den obersten Hochmoorschichten festgehaltene Wasser sein muß. Zu dieser Nährstoffarmut aber kommt als weiteres Merkmal der Reichtum an freien Humussäuren. Während im Flachmoor die Säuren durch Kalk der Hauptsache nach gebunden werden können, bleiben sie im Hochmoorwasser als freie Verbindungen bestehen und geben dem Wasser die bekannte, fast kaffeebraune Farbe. Beide Eigenschaften, Armut an Nährstoffen und Reichtum an Humussäuren, sind nun offenbar auch maßgebend für die Vegetation des Hochmoors. Charakteristische Pflanzen sind hier in erster Linie die Torfmoose (Sphagnum). Zwar gibt es einige Sphagnum-Arten, die das nährstoffreichere Wasser der Flachmoore ertragen; die meisten aber, darunter das weitverbreitete Sphagnum cymbifolium, sind echte Hochmoorpflanzen und haben an der Torfbildung den allerstärksten Anteil. Ihnen verdankt auch das Hochmoor seine uhrglasförmig gewölbte Oberfläche, die etwa in der gleichen Weise zu erklären ist, wie die gewölbte Form eines jener schönen Weißmoospolster (Leucobryum) unserer trockenen Buchenwälder. Die Torfmoosarten verdanken ihre Fähigkeit der Hochmoorbildung übrigens zu einem guten Teile ihrer ganz besonderen Art der Wasserspeicherung. Nicht nur zwischen den dicht aneinanderliegenden Pflanzenteilen wird das Wasser festgehalten, also in den Räumen zwischen den Blättern eines Zweiges, zwischen den Zweigen einer Pflanze und zwischen den dicht nebeneinander hochgewachsenen Pflanzen, sondern jedes einzelne Moosblättchen hat auch noch wieder seine besonderen Hohlräume, und zwar in Gestalt leerer, farbloser, durchlöcherter Zellen, und diese Hohlräume sind es vor allem, die sich mit Wasser füllen, sobald Regen oder schmelzender Schnee dazu Gelegenheit geben. Derart vollgesogenes Torfmoos hat dann eine lebhaft grüne Farbe. Wenn aber nach längerem Regenmangel die Wasservorräte dieser Wasserzellen verbraucht sind, so sind infolge der eingedrungenen Luft die Lichtbrechungsverhältnisse derart verändert, daß das Moos nur noch schwach grünlich, fast weiß erscheint, ohne daß aber deswegen die grünen Zellen, welche jene Wasserzellen netzartig umgeben, etwa abgestorben zu sein brauchen. Der nächste Regen füllt die Hohlräume wieder, macht das Moospolster wieder grün und ermöglicht ihm das Weiterwachsen. Übrigens sterben die Moospflanzen unten ab, um oben fortzuwachsen; auch verzweigen sie sich, wobei die Seitenzweige sich parallel zu dem Hauptstamm einstellen. Durch das Absterben der unteren Teile werden die Seitenzweige schließlich selbständig,

und wenn wir aus einem Torfmoospolster heute eine Anzahl von „Pflanzen" vorsichtig in ihrer ganzen Länge isolieren, so sind sie oft gar keine ursprünglich selbständigen Pflanzen, sondern nur die selbständig gewordenen Teile einer einzigen Pflanze, deren Anfang vielleicht ganz am Grunde des Moores in den tiefsten Torfschichten zu suchen ist, wo der Zerfall der Pflanzensubstanz so weit gediehen ist, daß wir auch mit Hilfe des Mikroskops nur noch wenig von ihrer Struktur zu erkennen vermögen.

Der Nährstoffarmut des Hochmoores, die sich auch auf den Gehalt an assimilierbaren Stickstoffverbindungen erstreckt, wissen die tierfangenden Pflanzen (Sonnentau, Fettkraut u. a.) auf ihre besondere Weise zu begegnen, indem sie den Stickstoff — sowie andere Stoffe, z. B. Phosphor — dem Körper der gefangenen und verdauten Tiere entnehmen. Von dieser merkwürdigen Ernährungsweise soll später die Rede sein. Hier aber ist der Ort, darauf hinzuweisen, daß es gewiß kein Zufall ist, wenn gerade Moore, vor allem auch die nordamerikanischen Moore, reich an Tierfängern sind. Zwar sind sie durchaus nicht auf Hochmoore beschränkt. Aber man sieht ohne weiteres ein, daß die Fähigkeit dieser Pflanzen, sich auf diesem absonderlichen Wege einen Zuschuß zu der normalen Pflanzennahrung zu beschaffen, gerade auf dem nährstoffarmen Hochmoor von besonderem Nutzen wird.

Die Flora der Höhen. Wenn wir im Geiste in meridionaler Richtung auf der Erdoberfläche wandern und den Quadranten vom Äquator zum Pol durchmessen, so ist der Gesamteindruck, den dabei die beobachtete Vegetationsänderung erweckt, der eines Herabsinkens von den Höhepunkten des Lebens in der tropischen Zone zu seinem Nullpunkte in jenen unwirtlichen Gegenden, in denen Eis und Schnee die Herrschaft an sich gerissen haben. An diesem Eindruck eines allmählich abnehmenden Lebensreichtums können auch die zahlreichen, aus örtlichen Ursachen der Bodenbildung und der Niederschläge sich ergebenden Ausnahmen und Sprünge nichts ändern. Die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von der Temperatur war es, die sich als erste und hauptsächlichste pflanzengeographische Tatsache den Naturforschern des vorigen Jahrhunderts aufdrängte und ihr Interesse fesselte. In ihrer genaueren Erforschung sah z. B. Alexander von Humboldt die vornehmste Aufgabe der werdenden Wissenschaft von der räumlichen Verteilung der Pflanzen. Wie sehr seit jener Zeit sich die Ziele der Pflanzengeographie auch geweitet haben, so bleibt doch auch heute die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von den Wärmezonen noch einer der wesentlichsten Gesichtspunkte.

Als man diese Gesetzmäßigkeit wenigstens im allgemeinen erkannt hatte, konnte der auffallende Parallelismus nicht verborgen bleiben, welcher besteht zwischen der zonalen Verschiedenheit der Pflanzenwelt und der regionalen Gliederung, die man beim Emporsteigen im Gebirge beobachtet; kann man doch beim Besteigen eines jener Tropenriesen, deren Gipfel von ewigem Schnee bedeckt ist, ohne die geographische Breite seines Standpunktes auch nur um mehr als einige Grade zu verändern, alle Zonen der Erde durchwandern, von den glühendheißen Tropen bis zur eisstarrenden Arktis. Wenn wir uns jetzt für kurze Zeit auch mit dieser Erscheinung, die man auch die Höhenschichtung der Vegetation nennen kann, beschäftigen, so kann es sich der Natur der Sache nach nur um einen kleinen Ausschnitt aus dem Pflanzenleben der Gebirge handeln. Und was wird uns näherliegen, als einen Blick auf die europäischen **Alpen** zu werfen!

Wandern wir aus der Ebene in die Vorberge der Alpen hinein, so begleitet uns zunächst noch die Flora der Ebene; auch Getreidefelder, Kulturwiesen, Obstpflanzungen u. a. reichen an den Nordhängen etwa bis 500 m Meereshöhe hinauf, im Süden etwa 200 m höher. Dann beginnt der Laubwald, im Norden zunächst die Buche, im Süden die Edelkastanie (Castanea vesca), erstere bis 1350 m, letztere nur bis 900 m emporsteigend. Auf die Region des Laubwaldes, die aber natürlich das Gedeihen auch von Nadelhölzern nicht ausschließt, folgt die des Nadelwaldes. In den Nordalpen bis etwa 1800 m Meereshöhe ist es meistens Fichtenwald, in den Zentralalpen Fichte und Lärche, letztere sogar bis 2100 m hinaufreichend, während in den südlichen Alpen die fünfnadlige Arve oder Zirbelkiefer (Pinus Cembra) bis 1800 m hinauf dem Alpenwalde ein von den Mittelgebirgswäldern abweichendes Aussehen gibt. Wo der eigentliche Wald aufhört, beginnt die sogenannte „alpine Region". Zunächst schaltet sich eine Übergangsregion ein, vielfach bestehend aus einem strauchigen Dickicht der Bergkiefer oder Legföhre (Pinus montana), die der Ungunst des Höhenklimas, insbesondere dem Sturme, durch einen eigentümlichen Krüppelwuchs („Krummholz") mit liegenden Ästen zu trotzen vermag. Wagt sich eine Fichte aus dem geschlossenen Bestande, wo ein Baum dem anderen Schutz gegen klimatische Unbilden gewährt, heraus, so wird sie in diesen Regionen meistens übel zugerichtet. Als „Wettertanne", oft mit abgebrochenem Stamm, sowie mit abgestorbenen, flechtenbehangenen Ästen, gibt sie Zeugnis von der Gewalt der hier zuzeiten hausenden lebensfeindlichen Mächte, aber auch von der Widerstandskraft des Lebens, wenn es einmal festen Fuß gefaßt hat. Zusammen mit der Legföhre oder auch selbständig tritt die Alpenerle (Alnus viridis) auf, vor allem aber gesellt sich vielerorten die schönste Zierde dieser Region hinzu, die Alpenrose (Rhododendron) in ihren beiden Arten, der purpurblütigen Alpenrose (R. ferrugineum) mit unterseits rostfarbigen Blättern, und der rosa- oder weißblühenden, rauhhaarigen Alpenrose (R. hirsutum). Erstere ist in erster Linie ein Bewohner der Zentralalpen, letztere bevorzugt die Kalkalpen. Ein weiterer charakteristischer Bewohner dieser Region ist ferner die schöne, im Frühjahr blühende Alpenheide (Erica carnea) und, etwas höher hinaufsteigend als die Legföhre, der Zwergwacholder (Juniperus nana). Er erhebt sich selten mehr als einen Meter über den Boden und bildet in der Regel dicht an den Boden gepreßte Polster, welche die Wirkung von Wind und Schneelast offenkundig zur Schau tragen.

Wenn jetzt auch dieser Strauchwuchs schwindet, weil die Ungunst der Lebensbedingungen für die Holzgewächse zu groß geworden ist, setzt die Region der Alpenmatten ein, die bis zur Schneegrenze reicht, d. h. in den nördlichen Alpen bis etwa 2700 m Höhe, in den südlichen Zentralalpen bis etwa 3000 m.

Schließlich wäre noch darauf aufmerksam zu machen, daß auch in der Region des ewigen Schnees sich immer noch Punkte finden, wo der Boden einen kleinen Teil des Jahres hindurch vom Schnee entblößt wird und somit Ansiedlungsmöglichkeiten für Pflanzen vorhanden sind. Die Pflanzen, denen es gelingt, hier Fuß zu fassen, kann man „Nivalpflanzen" nennen. Für die rhätischen Alpen hat Heer 105 Arten dieser Gruppe festgestellt. Es ist nun höchst bemerkenswert, daß von diesen 105 Arten nicht weniger als 53, also fast genau die Hälfte, im hohen Norden vorkommen. Wir werden an anderer Stelle die Frage behandeln, wie diese merk-

würdige Übereinstimmung zwischen der Nivalflora der Alpen und der Flora des hohen Nordens entwicklungsgeschichtlich zu erklären ist. Vorläufig mag diese hochgradige Identität wenigstens das eine beweisen, daß in der Tat ein hochgradiger Parallelismus zwischen der zonalen und der regionalen Anordnung der Pflanzen besteht, ein Ergebnis, das wir in dem folgenden kurzen Schema zusammenfassen können:

Zonen	Regionen
Hochnordisches Gebiet	Alpine Region
Nadelwaldgebiet	Nadelwaldregion
Laubwaldgebiet	Laubwaldregion

c) Die Verbreitungs- und Lebensbedingungen der Tiere.

Die Tiere unterliegen in ähnlicher Weise den äußeren Bedingungen wie die Pflanzen und sind, wenn auch in sehr verschiedenem Maße, von Wärme, Licht, Luft, Wasser, Boden und Nahrung abhängig. Im folgenden sei eine kurze Übersicht dieser Bedingungen in Anlehnung an die vortreffliche „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage" (1924) von R. Hesse gegeben.

Die Wärme. Auch für das Tier ist, wie für die Pflanze, die Temperatur vielfach von ausschlaggebender Bedeutung. So ist der Verbreitung der Riffkorallen dadurch eine Grenze gesetzt, daß sie schon unterhalb $+20^0$ C nicht mehr gedeihen. Der grüne Wasserfrosch dagegen, den man in warmen Quellen von 40^0 C beobachtet hat, soll Einfrieren bis -28^0 C ertragen und ist daher ein Beispiel für ein Tier mit sehr weit auseinanderliegenden Temperaturlebensgrenzen. Daß Temperaturen unter 0^0 auch für Tiere ohne nennenswerte Eigenwärme kein Hindernis für aktives Leben zu sein brauchen, beweist das Leben der niederen Tiere im Polarwasser, wenn es sich seinem Gefrierpunkt ($-2{,}5^0$ C) nähert. Meerestiere lassen in bezug auf Wärme- und Kälteempfindlichkeit oft auffällige Unterschiede erkennen. So müssen die in der Flachwasserzone lebenden Tiere unserer Küsten sowohl die durch direkte Sonnenbestrahlung erzeugten hohen Temperaturen wie auch die Winterkälte ertragen. Man hat sie als „eurytherme" Tiere bezeichnet. In der Tiefsee jedoch oder im gleichwarmen Wasser der Tropenmeere leben „stenotherme" Arten, die gegen größere Schwankungen sehr empfindlich sind.

Obwohl, wie aus den angeführten Beispielen hervorgeht, auch schon Tiere mit geringer Eigenwärme weitgehenden Temperaturschwankungen angepaßt sein können, müssen wir dennoch in dem Übergang der Tiere zur „Warmblütigkeit" einen ganz hervorragenden Fortschritt erkennen. Denn diese Warmblütigkeit in Verbindung mit den dazugehörenden Wärmeschutzmitteln, wie Haare, Federn oder Speckschichten, macht das Tier in hohem Grade unabhängig von der Temperatur und ermöglicht ihm trotz tiefer Temperaturen eine dauernde, nicht durch Starrezustände unterbrochene Beweglichkeit. So bringt nach Hesse z. B. das zweihöckerige Kamel in der Wüste Gobi es fertig, Temperaturextreme von -37^0 C bis $+38^0$ C zu ertragen. Auch der Tiger, der von den Sundainseln bis zum Amur und der Silberlöwe (Puma), der von Kanada bis Patagonien vorkommt, zeigen die Überlegenheit der Warmblüter.

Daß trotzdem manche Säugetiere — Igel, Fledermäuse, Murmeltiere usw. — in der kalten Jahreszeit in einen „Schlaf" mit herabgesetzter, aber nicht unterbrochener (!) Lebenstätigkeit verfallen, sind ausnahmsweise Anpassungen, welche die Grundregel nicht erschüttern. Dem Winterschlaf der Tiere gemäßigter Breiten entspricht übrigens in solchen Tropengegenden, welche eine Zeit ausgesprochener

Abb. 255. Der afrikanische Schlammfisch (Protopterus annectens) im Sommerschlaf.

Dürre durchmachen, der „Sommerschlaf". Man trifft ihn bei manchen Insektenfressern an. Aber auch die Lungenfische Lepidosiren und Protopterus verfahren ähnlich, indem sie sich beim Austrocknen ihrer Gewässer im Schlamm vergraben und in eine erhärtende Schleimhülle einkapseln (Abb. 255). Alle diese Fälle herabgesetzter Lebenstätigkeit haben jedoch an sich nichts mit der Überwindung ungünstiger Temperaturen zu tun. Vielmehr sind es die Folge- und Begleiterscheinungen dieser Temperaturen, denen das Tier zu entgehen sucht. Entweder handelt es sich darum, in der Zeit des Nahrungsmangels durch Herabsetzung des Lebens an Ausgaben zu sparen, um mit den aufgespeicherten Fettreserven auszukommen, oder es kommt

darauf an, Zeiten des Wassermangels bzw. hoher Schneebedeckung zu überdauern, was freilich dann auch schließlich auf Nahrungsmangel hinauskommt.

Noch einer anderen Maßnahme zur Überwindung des Winters muß gedacht werden, die bei wirbellosen Tieren des Süßwassers weit verbreitet ist, nämlich der Überwinterung in Gestalt besonders widerstandsfähiger und geschützter Jugend-

Abb. 256. Der blinde Höhlenmolch oder Olm (Proteus anguineus) der Adelsberger Grotte.

zustände. Hierher gehören die mehrzelligen Keimkörner (Gemmulae), welche die Süßwasserschwämme vor ihrem Absterben erzeugen, die ihnen entsprechenden „Statoblasten" der Moostierchen (Bryozoen) und die Wintereier der Wasserflöhe. Durch solche Einrichtungen wird also manchen Tiergruppen das Weiterbestehen unter widrigen Bedingungen ermöglicht.

Das Licht. So bedeutungsvoll auch das Licht für die große Mehrzahl der Tiere als Mittel zur Orientierung in der Umwelt wird, grundsätzliche Bedeutung für das Tier hat es nicht, während es für die Pflanzenwelt, wie wir schon erörterten, eine Grundbedingung des Daseins ist. Dieser Satz soll nicht so verstanden werden, als

ob etwa alle Tierarten dem Lichte, abgesehen von seiner orientierenden Bedeutung, gleichgültig gegenüberstehen, denn sicherlich sind viele wichtige Stoffwechselvorgänge aus uralter Gewohnheit heraus an das Licht geknüpft. Die Heilwirkung des Lichtes auf den menschlichen Körper liefert uns den unmittelbaren Beweis. Aber als unbedingtes Erfordernis des Tierlebens im allgemeinen kann dennoch das Licht nicht gelten. Das lehren uns die zahllosen, im Innern anderer Lebewesen schmarotzenden Tiere, und das beweisen die Höhlentiere, die es ebenfalls fertig gebracht haben, unter dauerndem und vollständigem Lichtausschluß zu bestehen. Obwohl sie von Lichttieren abstammen müssen, sind viele von ihnen bekanntlich blind, oft freilich, wie z. B. der Olm (Proteus anguineus) der Adelsberger Grotten (Abb. 256), noch mit deutlichen Überresten ehemaliger Sehorgane. Die Tiere der Tiefsee jedoch, die man früher oft mit den Höhlentieren verglichen hat, weil das Tageslicht den Tiefseeboden nicht erreicht, sind trotz allem Dämmerungstiere, denn eine Unzahl von ihnen ist selbst mit Leuchtorganen ausgerüstet, die ohne Frage das Dunkel der Tiefsee so weit erhellen, daß eine Orientierung durch die oft mächtig entwickelten Augen möglich ist, ganz abgesehen davon, daß natürlich diese Lichtentwicklung auch für die Anlockung von Beute, für das Sichfinden der Geschlechter usw. von Bedeutung ist.

Wasser und Luft. Wie für die pflanzlichen, so ist auch für die tierische Zelle das Wasser unbedingtes Lebenserfordernis. Die Ansprüche aber, welche die Tiere an die verfügbaren Wassermengen stellen, sind sehr verschieden. Das gilt auch noch dann, wenn wir von den nach dieser Richtung anspruchsvollsten Tieren, den Wassertieren, absehen. Was zunächst das aufzunehmende Wasser betrifft, so finden die Pflanzenfresser vielfach ausreichende Mengen von Wasser bereits in der lebenden Pflanzenzelle vor, so daß z. B. Schmetterlingsraupen wohl im allgemeinen einer besonderen Wasseraufnahme nicht bedürfen. Auffällig ist, mit wie geringen freien Wassermengen die Larven des Mehlkäfers (Tenebrio molitor), die sogenannten Mehlwürmer, sowie Tiere von ähnlicher Lebensweise auskommen können, wenn sie z. B. gezwungen sind, sich ganz von anscheinend „trockenem" Mehl bzw. von Kleie zu ernähren. Man hat den Eindruck, daß hier möglicherweise im Tierkörper erst eine chemische Abspaltung freien Wassers aus den Nahrungsstoffen erfolgt. Andere Pflanzenfresser, wie z. B. die Huftiere, bedürfen dagegen einer besonderen Wasseraufnahme und sind dadurch an Gegenden gebunden, wo freies Wasser zur Verfügung steht, oder wo sie sich aus wasserspeichernden Pflanzen, wie Kakteen, in Zeiten der Not Wasser beschaffen können.

Der Wasserbedarf hängt natürlich sehr wesentlich von der Wasserabgabe durch die Haut ab, die wir, wie bei den Pflanzen, als „Transpiration" bezeichnen können. Wenn wir uns vorstellen, daß die Landtiere aus Wassertieren entstanden sind, welche schrittweise, zunächst vorübergehend, dann schließlich dauernd, das Wasser verließen, um die reichen Nahrungsquellen des Landes auszunutzen, so galt es jetzt, eine große Gefahr zu bannen, nämlich die Eintrocknung der Haut und anderer Zellgewebe. Tiere, welche, wie die Schnecken, bereits ein Gehäuse besaßen, in das sie sich zurückziehen können, oder welche gar, wie die Krebse, einen Chitin- und Kalkpanzer ihr eigen nannten, waren gegenüber ungeschützten Tieren, z. B. den Würmern und den Amphibien, sehr im Vorteil. Aber die letzteren konnten

sich dadurch helfen, daß sie zunächst Orte mit feuchter Luft bevorzugten. Ringelwürmer verkrochen sich im feuchten Humusboden und wurden zu unseren heutigen Regenwürmern, Plattwürmer und Egel drangen in die Tropenwälder mit ihrer wasserdampfgesättigten Luft ein und wurden zu Landplanarien und Landblutegeln, Wassermolche suchten sich höhlenartige Verstecke zwischen Steinen usw. Heute finden wir die meisten Landtiere mit wirksamen Einrichtungen zum Transpirationsschutz versehen. Die Gliederfüßer haben ihren mehr oder weniger stark entwickelten Chitinpanzer, die Reptilien ihre stark verhornten und abgestorbenen äußeren Oberhautschichten mit der charakteristischen Schuppen- und Schilderbildung, die Vögel und Säugetiere außer der verhornten Oberhaut ihre Federn und Haare, lauter Einrichtungen, die gleichzeitig oder ursprünglich auch mechanische Schutzmittel bedeuten. Vor allem aber ist auch noch auf die Verlegung der atmenden Flächen in schützende Hohlräume mit feuchter Luft zu verweisen, also auf den Übergang von der Haut- und Kiemenatmung zur Tracheen- und Lungenatmung.

Man kann die Landtiere nach dem verschiedenen Grade ihres Bedürfnisses nach Luftfeuchtigkeit in Feuchtlufttiere und Trockenlufttiere einteilen. Zu den ersteren gehören die Regenwürmer, die Landasseln, die Schnecken, die Landmolche, die Frösche und die Kröten. Sie alle müssen sich, wenigstens zeitweilig, an Orten mit feuchter Luft oder gar im Wasser verbergen. Die Gehäuseschnecken haben dabei den Vorzug, daß sie ihre Schutzhöhle in Gestalt des tragbaren Gehäuses mitnehmen, und daß sie infolgedessen in verhältnismäßig trockene Gegenden vordringen können. Wenn sie dieses Gehäuse dann mit einer erhärtenden Schleimschicht oder gar mit einem Kalkdeckel verschließen können, so vermögen sie außerordentlich lange im Zustande der „Trockenstarre" zu verharren. Unsere Weinbergschnecke hält bis zu einem Jahre aus; gewisse Steppen- und Wüstenschnecken hat man noch nach vier Jahren aus ihrem Scheintode wieder erwachen sehen. Man begreift, wie sehr Tiere von solcher Anspruchslosigkeit bei der Ausbreitung über wenig günstige Festlandsgebiete gegenüber anspruchsvolleren Formen im Vorteil sein müssen.

Die eigentlichen Trockenlufttiere — die Tausendfüßler, Insekten, Spinnen, Skorpione, Reptilien, Vögel und Säuger — besitzen die Fähigkeit, trockene Luft ohne Gefahr zu ertragen, natürlich in sehr verschiedenem Grade. Die Insekten sind im allgemeinen, häufig allerdings unter Ausschluß ihres Larvenzustandes, infolge ihres Chitinpanzers hochgradige Trockenlufttiere. Bei ihnen wird aber auch ein Teil der Ausscheidungsprodukte, ähnlich wie bei den Pflanzen, nicht in flüssigem Zustande ausgeschieden, sondern im eigenen Körper, und zwar im sogenannten „Fettkörper", aufgespeichert, was eine bedeutende Wasserersparnis bedeutet. Wie gering ihr Wasserbedarf werden kann, das lehren außer dem Mehlkäfer auch die Bohrkäfer, die sich von trockenem Holze ernähren, und die Pelzkäfer und Kleidermotten, die Wolle, Federn und Haare fressen. — Unter den Wirbeltieren sind die Reptilien und Vögel als Wassersparer den wasserverg eudenden Säugetieren überlegen, insofern die ersteren keine Hautdrüsen mit Wasserausscheidung besitzen, wie sie den meisten Säugern zukommen, und zweitens dadurch, daß sie das Abbauprodukt des Eiweißes als Harnsäure in festem, kristallinischem Zustande ausscheiden. Durch letzteren Umstand sparen sie das viele Wasser, das die Säugetiere bei der Ausscheidung

des Harnes verlieren. Nur der Strauß macht unter den Vögeln eine Ausnahme, indem er flüssigen Harn entleert. Darum ist für ihn denn auch Wasser eine der ersten Lebensbedingungen. Die Schlauchdrüsen der Säugetierhaut kommen nicht allen Säugern zu. Sie fehlen nahezu oder ganz bei den meisten Nagetieren, sind bei den Raubtieren meistens nur in geringer Zahl vorhanden, bei Igel und Eichhörnchen locker über den ganzen Körper verstreut und sind bei Menschen, Affen, Pferden und Rindern schließlich als „Schweißdrüsen" durch reichliche Wasserabgabe zu wichtigen Organen der Temperaturregelung geworden. Der Mensch gibt durch einfache Verdunstung, also ohne Ausscheidung tropfbar flüssigen Schweißes, täglich mehr als $1^1/_2$ Liter Wasser durch die Haut ab und kann in trockener Jahreszeit täglich 5—8 Liter Wasser brauchen. Bei hoher Temperatur und trockener Luft kann er höchstens 24 Stunden lang die Wasseraufnahme entbehren, während manche Antilopen, die Stachelschweine, Mäuse u. a. oft lange Zeit mit dem Wasser ihrer aufgenommenen Pflanzennahrung auskommen. Für die geographische Verbreitung der Tiere sind solche Eigenschaften sicherlich von Bedeutung, obwohl nicht zu vergessen ist, daß die Individuen einer Art oft auch eine erhebliche Anpassungsfähigkeit an abweichende Lebensbedingungen besitzen. So können die im allgemeinen sehr wasserbedürftigen Hausrinder auf der regenarmen Halbinsel Nieder-Kalifornien tagelang ohne Schaden dursten.

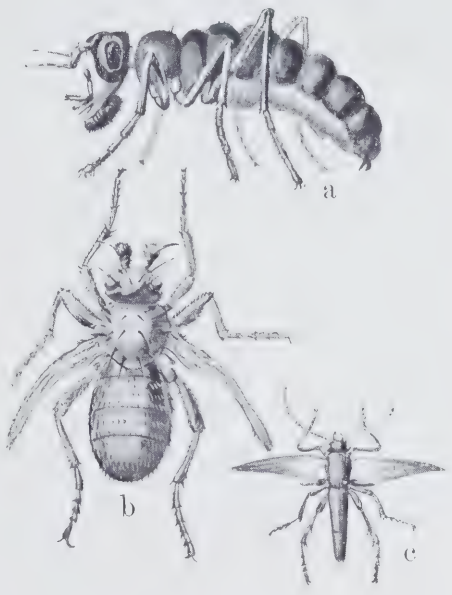


Abb. 257. Insekten der Kerguelen mit verkümmerten Flügeln; a und b Fliegen, c Kleinschmetterling.

Bewegte Luft wird natürlich die Wasserverdunstung aus der Haut beschleunigen und so an der Bestimmung der räumlichen Verteilung der Tiere sich beteiligen, ihre Hauptwirkung liegt jedoch in der auslesenden Wirkung, welche heftiger Wind auf die fliegenden Tiere ausübt. Auf den friesischen Inseln fehlen viele Insekten, die an der Festlandsküste zu finden sind, so z. B. die Weißlinge und Dornraupenfalter, sowie verschiedene Fliegen, unter ihnen die Blumenfliege Eristalis. Besonders auf ozeanischen Inseln sind fliegende Insekten überhaupt selten, und infolgedessen fehlen insektenfressende Fledermäuse, während fruchtfressende vorkommen. Häufig sind bei den auf solchen Inseln verbliebenen Arten die Flügel verkürzt (Abb. 257).

Der Boden. Wenn wir absehen von den, vom Boden so gut wie unabhängigen Schwimm- und Schwebetieren des Wassers, insbesondere des Meeres, so ist der Boden für die Tiere, selbst für die Flieger unter ihnen, ein unbedingtes Erfordernis als Stützpunkt für die Ansiedlung von Tieren mit sitzender Lebensweise und als

Widerstand bietende Unterlage für die freibeweglichen unter ihnen. Nicht wenige Tiere aber dringen auch in den Boden ein, sei es, daß sie dort lediglich Schutz und Wohnung suchen, wie das Kaninchen, der Dachs, der Fuchs, der Biber, die Uferschwalbe, die Erdbienen, Hummeln, Wespen, Ameisen usw., oder daß sie gleichzeitig im Boden ihr Nahrungs- und Jagdgebiet haben, wie der Engerling, der Maulwurf, zum Teil auch die Mäuse, oder daß sie gar dem Boden selbst ihre Nahrung entnehmen, wie z. B. die Regenwürmer. Diese Gruppen von Tieren sind natürlich in höchstem Maße in ihrer Verbreitung von der Bodenart abhängig. Keine von ihnen vermag sich in Felsen einzubohren, wie es im Meer die Bohrmuscheln, Bohrschwämme und einige Seeigel können. Regenwürmer können auch nichts mit dem von Humus freien Sande beginnen. Der Humusboden ist für die meisten Grabtiere die günstigste Bodenart, insofern sie ihn nicht nur leicht zu bearbeiten vermögen, sondern auch am reichlichsten Nahrung in ihm finden, entweder in Gestalt der Humusteilchen selbst, oder unterirdischer Pflanzenteile oder endlich von pflanzen- oder humusfressenden Tieren.

Nicht selten bewirkt eine nicht überall auftretende Bodenform gesellige Ansiedlungen solcher Arten, welche dieser Bodenform bedürfen. So sind Steilabhänge aus sandigem Boden oft geradezu siebartig durchlöchert von den Niströhren der Uferschwalben. Auch nichtgrabende Tiere können ähnlicherweise „bodengebunden" sein. Hier sind vor allem zahlreiche Seevögel zu nennen (Pelikane, Pinguine, Lummen u. a.), die als Brutstätten einsame Inseln und Küstenstriche wählen, an denen sie sich zu Tausenden zusammenfinden, um sich nach erfolgter Aufzucht der Jungen wieder über das Meer zu zerstreuen. Aber nicht nur die Brutpflege zwingt zur Aufsuchung bestimmter Bodenformen, sondern auch die erwachsenen Tiere sind oft durchaus „Bodenspezialisten". Wer denkt da nicht an die felsbewohnenden Paviane und viele Huftiere der Gebirge, wie Wildschafe, Gemsen, Steinböcke! Viele kleine Säugetiere und Reptilien sind ferner zu Bewohnern des losen Sandbodens geworden, als Wüstentiere dann oft mit irgendwie verbreiterten Zehen ausgerüstet, so daß das Einsinken in den Sand verhindert wird; und dazu kommt dann meistens noch die berühmte Anpassung an die Farbe des Untergrundes, eine Erscheinung, die wir später behandeln wollen.

Da tiefer Schnee und morastiger Boden in bezug auf Unsicherheit der Tragfläche ähnliche Bedingungen wie der lose Sand bieten, so ist es nicht verwunderlich, daß z. B. auch die Schneehasen an den Sohlen der Läufe eine auffallend starke und abstehende Behaarung aufweisen, so daß die amerikanischen Jäger den dortigen Schneehasen das „Schneeschuhkarnickel" nennen. Die natürliche Folge ist dann, daß auch die Verfolger sich in entsprechender Richtung entwickeln, und daß z. B. der Luchs der Hudsonbai-Länder auffallend großpfotig ist. Auf die Anpassung der Watvögel an den Schlammboden durch Ausbildung sogenannter „Schwimmhäute", die auf nachgiebigem Boden sich spreizenden Hufe der Wildschweine, die geschickt über Schneeflächen und weichen Sumpfboden dahinlaufenden Rentiere und vieles ähnliche mag nur kurz hingewiesen werden.

Fels- und Geröllboden, vor allem an südlichen und südwestlichen Hängen, ist ein vortrefflicher Wärmespeicher, und ganz besonders gilt das vom hellen Kalkboden, der die Wärme bei Nacht nicht so schnell wieder ausstrahlt, wie dunkler

Boden. So kommt es, daß nicht nur die südliche Pflanzenwelt im Kalkgebirge weiter nach Norden und an den Bergen hinaufsteigt, sondern daß die Kalkgebirge auch für wärmeliebende Tiere günstigere Bedingungen bieten, und daß z. B. die Kalkklippen, welche in der Rheinebene unterhalb Basel sich erheben, Sammelpunkte für südliche Tierformen sind. Da finden wir zahlreiche Schnecken des Mittelmeergebietes, eine bekannte Fangheuschrecke, die Gottesanbeterin (Mantis) (Abb. 258) und vieles andere. Es kommt hinzu, daß manche Tiere den Kalkboden auch seiner chemischen Beschaffenheit wegen bevorzugen, weil Kalk ein notwendiger Nahrungsbestandteil ist, dessen besonders die Gehäuseschnecken für ihre Gehäuse, die Wirbeltiere für ihr Skelett, die Hirsche auch für ihr Geweih dringend bedürfen. Welche Kalkmengen dafür unter Umständen in Frage kommen, zeigt allein schon das Geweih des Edelhirsches, das 5—8 kg schwer werden kann. Von den 91 Gehäuseschneckenarten, die um Basel vorkommen, findet man nach Hesse 81 Arten auf Jurakalk, 60 auf Muschelkalk und nur 35 auf Urgestein, Tertiär und Diluvium. Kalkarme Gegenden, wie die Heiden mit ihrem kalkfeindlichen Heidekraut (Calluna), sind auch stets arm an Gehäuseschnecken. Daß es auf der anderen Seite auch kalkfeindliche Tiere gibt, dafür mag der Feuersalamander (Salamandra maculosa) als Beispiel erwähnt werden, der in Mitteldeutschland auf Muschelkalk fehlt, und dessen Larven sich in kalkhaltigem, „hartem" Wasser nicht entwickeln.

Auch der kochsalzreiche Boden der Meeresküsten übt seine Wirkungen auf die Tierwelt und ihre natürliche Verteilung aus. Eine ganze Reihe von Käfern, ferner mehrere Wanzen und Landschnecken sind dem Meeresstrande eigentümlich, ohne daß man freilich bis jetzt Näheres über die Art ihrer Beziehungen zum Chlornatrium aussagen kann. Wo aber im Binnenlande Salzböden oder gar salzige Gewässer, wie z. B. bei Aschersleben, auftreten, da hat sich stets auch ein Teil solcher Meeresstrandtiere eingefunden. Daß das Chlornatrium für Säugetiere unbedingt nötig ist, wird allgemein bekannt sein. Die Raubtiere nehmen schon mit der Fleischnahrung genügend Kochsalz auf. Anders die Pflanzenfresser, denen die Pflanzen im wesentlichen ja nur Kalium darbieten. Darum werden salzhaltige Bodenstellen, sogenannte „Salzlecken", gern vom Wild aufgesucht. In den südwestafrikanischen Steppen sammeln sich gegen Ende der Trockenzeit die Antilopen. Das Kamel ist durchaus an Salzpflanzen und damit an Salzboden gebunden. Auf der fettesten Weide magert es ab, wenn ihm die Salzpflanzen und das begierig geleckte Salz fehlt.

Die Nahrung. Einer der wichtigsten tiergeographischen Faktoren ist schließlich die Nahrung. Ihre Menge ist zunächst maßgebend für die Wohndichte, d. h. für die Zahl der in einem Gebiete lebenden Individuen. Von ihr hängt aber auch die Zahl der Arten in hohem Grade ab. Am auffälligsten zeigen uns das die Tropen mit ihrer ungeheuren Zahl von Tierarten, verglichen mit gleich großen Gebieten der gemäßigten Zone. Vielleicht haben wir uns das so zu erklären, daß infolge der durch den Nahrungsreichtum ermöglichten schnellen Generationsfolge erhöhte Gelegenheit zu Mutationen gegeben ist, und daß infolgedessen häufigere Artenspaltung eintritt. Ein einziges Beispiel mag diesen Tropenreichtum erläutern: Man kennt nach Hesse (Tiergeographie) aus Südamerika 4560 Arten von Tagschmetterlingen, aus ganz Europa und dem nördlich von Himalaja gelegenen Asien dagegen nur 716.

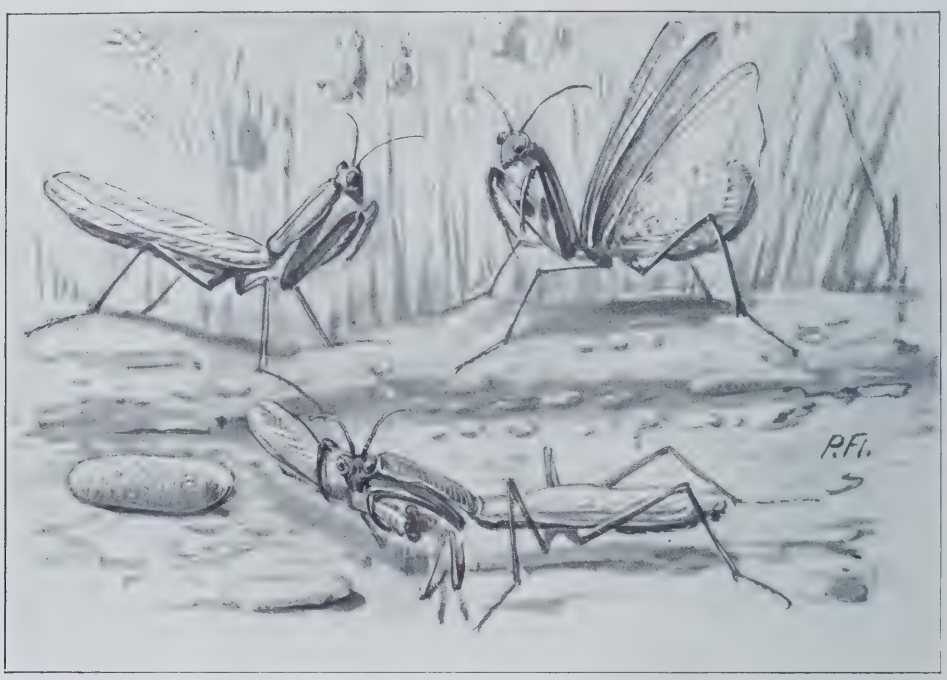


Abb. 258. Die Gottesanbeterin (Mantis religiosa).

Manche Tiere, für welche die Wanderheuschrecken als Beispiel dienen mögen, sind in ihrer Nahrung wenig wählerisch, andere dagegen halten sich an wenige Arten oder gar nur an eine einzige. So findet man die Raupen des Wolfsmilchschwärmers nur an Wolfsmilcharten, und die Gattungen Myrmecophaga und Manis fressen nur Ameisen und Termiten. Eine solche Selbstbeschränkung in bezug auf den Speisezettel wirkt natürlich einschränkend auf die Verbreitung, während Arten, die wenig wählerisch sind, es unter Umständen zu ausgedehnter, oft sogar kosmopolitischer Verbreitung bringen. Um eine Gruppe von Beispielen zu nennen, so hängt die weite Verbreitung der meisten Raubtierarten sicher mit ihrer Anpassungsfähigkeit in bezug auf Beutetiere zusammen.

Unter den Landpflanzen werden die Farne nur von ganz wenigen Tieren, nämlich einigen Schnecken und Insekten, gefressen. Das hat zur Folge, daß gewisse, hauptsächlich mit Farnen bewachsene Inseln, wie z. B. Ascension, eine sehr arme Tierwelt besitzen. Wo dagegen Blütenpflanzen in größerer Artenzahl wachsen, da finden zunächst die Pflanzenfresser und im Anschluß an sie auch die räuberisch lebenden Tiere oder endlich gar die Schmarotzer Ansiedlungsmöglichkeiten, von denen man sagen kann, daß sie dem Reichtum der Pflanzenwelt proportional sind.

Verbreitungsmittel der Landtiere. Das Tier ist der Pflanze unter anderem dadurch überlegen, daß es vermöge seiner aktiven Ortsbewegung selbst seinen Wohnort bestimmen kann, natürlich innerhalb der Grenzen, die ihm Verbreitungshindernisse und Klima setzen. Daneben hat es dann noch die Möglichkeit, sich durch Wasser, Wind und Tiere verschleppen zu lassen, wie die Pflanze. Wo ausgedehnte zu-

Südamerikanische Klammer- oder Spinnenaffen (Ateles bartlettii und A. pentadactylus).
Links: Wickelschwanz eines Ateles, Kopf von Ateles hypoxanthus.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

sammenhängende Festlandstrecken einer Tierart zu Gebote stehen, da ist, die klimatische Möglichkeit vorausgesetzt, schon der Verbreitung der laufenden und kriechenden Tiere keine Grenze gesetzt. Dabei ist die größere oder geringere Geschwindigkeit unwesentlich, denn es handelt sich hier nicht um die Frage, wie schnell, sondern ob und wie das Tier sich überhaupt ausbreiten kann. Selbst Tiere von sprichwörtlicher Langsamkeit, wie die Schnecken, haben in ihrer kriechenden Ortsbewegung ein ausreichendes Verbreitungsmittel, ebenso die Regenwürmer, die in verschiedenen Gegenden, wo sie durch den menschlichen Verkehr eingeschleppt wurden, sich unter Zurückdrängung einheimischer Arten erheblich ausgebreitet haben.

Wo es gilt, Meeresteile zu überschreiten, da kann das Laufen natürlich nur im polaren Gebiete zur Zeit der Eisverbindung der Verbreitung dienen, und es ist wohl keine Frage, daß Rentiere, Wölfe und Eisfüchse auf diese Weise sich über den ganzen hohen Norden verbreitet haben. Im übrigen können nur Schwimmer und Flieger hier vorwärtsdringen. Eisbären, Flußpferde und Rentiere sind als Landtiere zu nennen, denen auch größere Wasserstrecken von 30 Kilometern und mehr kein Hindernis sind. Am ausdauerndsten sind aber wohl die Krokodile, die ihre Verbreitung im indomalaiischen Archipel bis zu den Salomon- und Fidschiinseln sicherlich ihrer Schwimmfähigkeit verdanken. Das beste Mittel zur Überbrückung der Wasserhindernisse ist das Fliegen. Hier stehen in bezug auf Leistungsfähigkeit die Vögel an erster Stelle, wenngleich sie natürlich noch wieder gewaltige Unterschiede aufweisen. Unter den Säugetieren verdanken die Flattertiere dem Fliegen sicher ihre weite Verbreitung; bewohnen doch manche Fledermausarten fast die ganze Alte Welt.

Bei den Insekten zeigt sich, daß die flugunfähigen Formen im allgemeinen einen kleinen Verbreitungsbezirk, und die schlechteren Flieger wieder ein kleineres Areal als die guten haben. Ein vortreffliches Beispiel für das Wandern von Schmetterlingen liefert der Tagfalter Danais archippus. Er wanderte seit etwa 40 Jahren über die Südseeinseln von Amerika nach Australien, ist jetzt bei Sidney der häufigste Falter und neuerdings auch in Indien sowie an der spanischen und englischen Küste beobachtet.

Wenn aber der große amerikanische Eulenschmetterling Erebus odora gelegentlich auf Schiffen anfliegt, die nicht mehr weit von der europäischen Küste entfernt sind, so liegt die Vermutung nahe, daß hier passive Verbreitung, in diesem Falle: Verschlagenwerden durch den Wind, vorliegt. Dieses Verschlagenwerden ist sicherlich nicht selten. So hat man in England und auf Helgoland zahlreiche amerikanische Vogelarten beobachtet, die den Weg über den Atlantischen Ozean sicherlich nicht freiwillig gemacht hatten. Umgekehrt werden auch europäische Vögel nach Nordamerika verschlagen. Des öfteren ist ferner beobachtet, daß Stürme massenhaft Insekten verweht haben. Auch Spinnen und Tausendfüßer oder deren Eier werden gelegentlich mit Laub und dergleichen meilenweit fortgetragen.

Auch das Wasser verschleppt vielfach Tiere. Auf diese Weise haben sich alpine Schneckenarten bis in die Ebene verbreitet, wo sie nahe den Flüssen leben. Große Ströme, besonders der Tropen, reißen Baumstämme, ja ganze Pflanzendickichte als „schwimmende Inseln" mit sich fort und befördern damit oft zahlreiche Tiere. Es ist nicht zu leugnen, daß mit diesen Transporten unter Umständen auch größere

Tiere über Meeresteile lebend verschleppt werden können. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß sie auch zur dauernden Ansiedlung gelangen, denn hierzu würde nötig sein, daß beide Geschlechter gleichzeitig verschlagen werden oder mindestens ein trächtiges Weibchen.

Dauerzustände (Eier und anderes) und frühe Entwicklungsstadien, wie z. B. Larven von holzbohrenden Insekten, können schon eher durch ihre Verschleppung zur dauernden Besiedlung Anlaß geben. Vielleicht erklärt es sich auf diese Weise, daß auf St. Helena die Rüsselkäfer mehr als die Hälfte der dort heimischen Käferarten ausmachen. Das wäre dann ein Parallelfall zu dem Farnreichtum gewisser ozeanischer Inseln, der sicher auf der leichten Verbreitung der Sporen durch den Wind beruht.

Verschleppung kleiner lebender Tiere durch *fliegende Tiere* hat man oft angenommen; doch liegen, abgesehen von Schmarotzern, rechte Beweise dafür nur für Wassertiere vor, die durch Wasservögel verbreitet werden. Dagegen ist der *Mensch* als Verbreiter von Tierarten von größter Bedeutung geworden, indem er teils absichtlich Nutztiere nach fernen Ländern mitnahm, wo sie dann bisweilen verwilderten, wie die Pferde und Rinder in Südamerika; oder indem er Tiere unabsichtlich verschleppte, z. B. Regenwürmer und Pflanzenschädlinge mit dem Transport von Kulturpflanzen. Für die Beurteilung der ursprünglichen, von der menschlichen Kultur unbeeinflußten Verteilung der Lebewesen über den Erdball ist dieser Umstand oft störend, so z. B., wenn man heute in den kultivierten Gegenden Neuseelands kaum noch einen einzigen dort heimischen Regenwurm findet, weil sie alle durch eingeschleppte Arten, die dem Leben auf Kulturflächen besser gewachsen sind, verdrängt wurden.

d) Die Lebensgebiete und Lebensformen der Tierwelt.

Wenn wir jetzt daran gehen, uns einen Überblick über die Lebensgebiete der Tierwelt zu verschaffen, so ergibt sich aus ihrer Abhängigkeit von der Pflanzenwelt in bezug auf Ernährung, daß die Gliederung des Stoffes nicht anders als unter Anlehnung an die Lebensgebiete der Pflanzen erfolgen kann. Indem wir teilweise der schon früher erwähnten „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage" von R. *Hesse* folgen, unterscheiden wir für die Landtiere die folgenden Gebiete: 1. Wald; 2. trockenes offenes Land (Grasland, Savannen, Steppen und Wüsten); 3. wasserreiches, offenes Land (Sümpfe, Brüche, Flußufer und Meeresküste); 4. Polargebiete (Tundren, Schneewüste); 5. Hochgebirge.

Der Wald. Der Pflanzenwuchs des Waldes wirkt in erster Linie *ausgleichend* auf die *Temperatur-* und *Feuchtigkeitsschwankungen* des Waldinnern, auf die täglichen sowohl wie die jährlichen. Erwärmung und Abkühlung des Bodens und der Luft finden bedeutend langsamer statt als im offenen Gelände. Wenn zur Winterszeit im Laubwalde das die Ausstrahlung der Wärme verlangsamende Laubdach fehlt, so macht sich die Atmungswärme der den Humus abbauenden Bakterien und Pilze bemerkbar und bewirkt, daß selbst bei einer Lufttemperatur, die weit unter dem Gefrierpunkt liegt, unter der toten Laubdecke noch nichts von Frost zu spüren ist. So kommt es, daß der Waldboden ein willkommenes Winter-

quartier für zahlreiche Tiere ist, die im offenen Gelände durch die starken Temperaturschwankungen gefährdet wären. Mit der Beschattung des Bodens hängt dann auch seine gleichmäßigere Feuchtigkeit zusammen. Die Luftfeuchtigkeit im Walde, besonders im Laubwalde, ist jedoch zum guten Teile darauf zurückzuführen, daß die im Walde stark verlangsamten Luftströmungen den aus dem Boden und aus den Pflanzen entwichenen Wasserdampf nicht so schnell fortzuführen vermögen wie im offenen Gelände. So kommt es, daß sich im Walde viele gegen extreme Temperaturen und trockene Luft empfindliche Tiere zu halten vermögen. Die Amphibien und Nacktschnecken unserer Wälder, die Landplanarien und Landblutegel der Tropenwälder können uns das veranschaulichen.

Die Hemmung der Luftbewegung im Walde kann bei uns so weit gehen, daß z. B. in einer Buchenschonung die Windstärke nur $^1/_5$ von der Stärke am Waldrande beträgt. Dadurch werden die fliegenden Insekten, insbesondere die Schmetterlinge, unter denen vor allem die Tagfalter schwache Flieger sind, begünstigt. Viele schlecht fliegende Schmetterlinge sind deshalb ausgesprochene Waldtiere. Insbesondere die ausgedehnten tropischen Regenwälder beherbergen eine Fülle prächtiger Formen, von denen die riesigen Arten der Gattung Morpho genannt seien.

Von den Bewegungsarten der höheren Wirbeltiere ist im Walde das Laufen auf dem Boden so stark behindert, daß die Lauftiere des Waldes an Zahl weit hinter den Klettertieren zurückbleiben. Die eigentlichen Lauftiere sind wesentlich auf das offene Gelände beschränkt. Wenn sie Waldtiere werden, so weisen sie oft besondere Eigenschaften auf. So sind die Huftiere des dichten Waldes meistens klein, so daß sie sich leicht durch das Urwalddickicht hindurcharbeiten können. Die größten Waldtiere aber, die Elefanten, haben eine derartige Körperkraft und ein so hohes Gewicht, daß sie den Widerstand der Tropenvegetation gewaltsam zu brechen vermögen. Die Klettermethoden sind sehr verschieden. Bei Eichhörnchen, Mardern und katzenartigen Raubtieren werden spitze Krallen in die Rinde geschlagen, bei den Faultieren dienen sie dagegen zur Umklammerung der Zweige. Die Affen, die Halbaffen und manche Kletterbeuteltiere haben einen den übrigen Fingern gegenübergestellten Daumen, und es sind nun die ganzen Finger bzw. Zehen zu Klammerorganen geworden. Auch bei vielen Vögeln ist außer der ersten Zehe noch die vierte nach hinten gerichtet, wie bei den Spechten und den Papageien, oder sie kann als „Wendezehe" nach hinten gerichtet werden, wie bei den Kuckucken, so daß das Greifvermögen der Füße bei diesen typischen Waldvögeln erheblich verbessert ist. Nicht ohne Grund hat man ja die Papageien, die übrigens auch ihren hakenförmigen Oberschnabel beim Klettern mit benutzen, die „Affen unter den Vögeln" genannt.

Allbekannt als vortreffliches Kletterwerkzeug sind sodann die Haftscheiben der Finger und Zehen bei den Laubfröschen, von denen allein 150 Arten in Südamerika leben. Dieselbe Einrichtung findet sich in den Tropen aber auch bei einer Anzahl von Wasserfröschen und Kröten, die allesamt das Leben auf Bäumen und Sträuchern erwählt haben. Merkwürdig ist, wie auch die kletternden Säugetiere in einzelnen tropischen Vertretern es zur Ausbildung ganz ähnlicher Haftscheiben gebracht haben, so z. B. einige Fledermäuse und der auf Borneo und Celebes heimische Koboldmaki (Tarsius) (Abb. 259). Ein weiteres Mittel zum Klettern ist der Greifschwanz (Tafel XV). Er findet sich bei Säugetieren besonders häufig im

Abb. 259. Der Koboldmaki (Tarsius spectrum) der Sundainseln, als Beispiel eines Haftscheibenkletterers unter den Säugetieren.

waldreichen Südamerika. Vor allem ist er ja charakteristisch für die meisten „Affen der Neuen Welt", im Gegensatze zu den altweltlichen Affen, die ihn allesamt entbehren. Verschiedene Beuteltiere, z. B. die Beutelratten, ferner einige Ameisenfresser und Nagetiere sowie der Wickelbär (Potos), besitzen ihn ebenfalls. Außerdem finden wir ihn bei einigen Waldsäugetieren Australiens und der Sundainseln.

Auch die Reptilien geben den schon beiläufig miterwähnten Amphibien in bezug auf Gestellung von Klettertieren nichts nach. Zahlreiche Eidechsen haben in den Tropen gelernt, mit spitzen Krallen in die Rinde hakend oder gar mit langen Zehen die Zweige umklammernd, dauernd in luftiger Höhe zu leben. Darunter sind große Tiere, wie die südamerikanischen Leguane (Iguana), die bis $1^1/_4$ m Länge erreichen. Besonders eigenartig sind jedoch die Chamäleons (Abb. 260), jene wegen ihres Farbenwechsels und ihrer lang ausstreckbaren Fangzunge bekannten Baumeidechsen, die mit seitlich abgeplattetem Körper sich ungemein träge und vorsichtig im dichten Gezweige bewegen. Die fünf Zehen jedes Fußes stehen bei ihnen in zwei gegenübergestellten Gruppen zu zweien bzw. dreien, und zwar innerhalb jeder Gruppe der Länge nach miteinander verwachsen. Und zu diesem wundervollen Klammerapparat kommt dann gar noch ein zum Umgreifen der Zweige eingerichteter Wickelschwanz hinzu.

Die merkwürdigste Anpassung an das Baumleben ist aber doch wohl die Ausbildung von Fallschirmen, d. h. von Häuten, die beim Springen von Zweig zu Zweig zur Verlangsamung des Falles und Verlängerung der Sprungweite ausgespannt werden. Die Flugfrösche (Rhacophorus) benutzen zu diesem Zwecke die stark vergrößerten Schwimmhäute (Taf. XVI). Die in Ostindien in zahlreichen Arten vorkommenden „fliegenden" Drachen (Draco) spannen eine Hautfalte jederseits des Körpers mittels verlängerter Rippen aus (Taf. XVI). Noch anders verfahren die Flugbeuteltiere, die Flughörnchen und der Flattermaki (Galeopithecus).

Abb. 260. Chamaeleon dilepis.
Das kleinere Tier seinen Wickelschwanz benutzend und mit der Zunge ein Insekt fangend.

Sie alle spannen ihren Fallschirm zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen aus. Übrigens trifft die in ihrem Namen auftretende Bezeichnung „Fliegen" für kein einziges dieser Tiere zu, sofern man dabei an aktive Flugbewegungen denkt. Es handelt sich in allen Fällen höchstens um einen „Gleitflug". Dennoch dürfen wir wohl annehmen, daß ähnliche Einrichtungen auch die Vorstufe des wirklichen Fliegens bei den Wirbeltieren gebildet haben, und daß der Wald demnach die Geburtsstätte des Fluges ist.

Die geschilderten Anpassungen der Wirbeltiere an das Baumleben sind noch von allgemeinerem Interesse, weil sie ganz vortreffliche Beispiele für die Erscheinung der „Konvergenz" bieten. Man versteht darunter die Tatsache, daß Tiere ganz verschiedener Abstammung durch die Umweltfaktoren zur Hervorbringung physiologisch ähnlicher, morphologisch allerdings oft sehr verschiedener Organe veranlaßt werden, daß sie also trotz anfänglich verschiedener und auseinanderstrebender Entwicklungsrichtung in bezug auf gewisse Organe die gleiche Entwicklungsrichtung einschlagen. Dieser Fall liegt nun offenbar vor, wenn sowohl Amphibien als auch Säugetiere Haftscheiben hervorbringen, wenn Säugetiere und Reptilien Wickelschwänze bilden und wenn Angehörige ganz verschiedener Säugetiergruppen in ganz entsprechender Weise zu Fallschirmtieren werden. Diese Erscheinung der Konvergenz ist, vom Standpunkt der Entwicklungslehre betrachtet, eine treffliche Veranschaulichung des Einflusses der Umwelt auf die Organismen.

Auch der zahllosen Insektenarten wäre noch zu gedenken, denen der Wald eine unendliche Fülle von Nahrung gewährt. Schmetterlinge, Rüssel- und Borken-

käfer, Holz-, Blatt- und Gallwespen, sie alle leben als Larven auf Kosten der Waldvegetation, und kaum ein Pflanzenteil, vielleicht mit Ausnahme der tiefstreichenden Wurzeln, ist vor dem Gefressenwerden sicher. Dabei kann eine einzelne Baumart zahllose Liebhaber oder, wie wir zu sagen pflegen, „Feinde" besitzen. In unseren Gegenden sind die Eichen die insektenreichsten Laubbäume. In ihrem Holze leben die Larven des Hirschkäfers, des Heldbocks und des Weidenbohrers. Von ihren Blättern ernähren sich die Raupen der Nonne, des Prozessionsspinners, des Schwammspinners, des Goldafters, des Frostspanners und des Eichenwicklers. Nicht weniger als 86 Arten von Gallwespen aber erzeugen ihre Gallen an Blättern, Knospen, Zweigen, Rinde und Wurzeln der Eichen. Da viele solcher Insektenarten sich auf einzelne Baumarten oder auf wenige Arten als Futterpflanzen beschränken, so sind gemischte Wälder naturgemäß am artenreichsten.

Das trockene, offene Gelände. Wenn wir den Wald verlassen und, vielleicht unter Durchquerung einer mit zerstreuten Bäumen und Gebüsch bewachsenen Übergangszone, in das offene Gelände — Grasland, Heide, Steppe — eintreten, so ist es zunächst der das Aufhören des natürlichen Waldes bedingende, an sich schon trocknere Boden, der wesentlich neue Bedingungen für das Tierleben schafft. Dazu kommt, daß das von einer nur niedrigen, oft sogar lückenhaft wachsenden Pflanzendecke verhüllte Gelände weit stärker den Wirkungen der Sonnenstrahlen ausgesetzt ist als der Waldboden, und daß infolgedessen der Boden zeitweilig stark erwärmt wird und stark austrocknet, während er zu anderen Zeiten wesentlich tiefere Temperaturen und hohe Feuchtigkeitsgrade zeigen kann. Das trockene offene Gelände ist somit das Gebiet starker zeitlicher Gegensätze in bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit, auch der Luftfeuchtigkeit, die ja hier durch Winde leicht davongeführt wird. Solche Gebiete sind deshalb die hauptsächliche Heimat aller jener pflanzlichen Anpassungen, wie wir sie als xerophile Merkmale bereits früher kennenlernten, und es nimmt nicht wunder, daß auch die Tierwelt den Einfluß einer so anderen Umwelt vielfach sehr auffällig zu erkennen gibt. Trockenlufttiere vor allem finden hier ihre natürliche Stätte. Unter den wechselwarmen oder kaltblütigen Wirbeltieren sind deshalb die Reptilien, besonders Eidechsen und Schlangen, bevorzugt, und unter den Insekten fällt besonders der Reichtum an Heuschrecken auf, die sich durch Vorliebe für hohe Temperaturen und durch geringen Feuchtigkeitsbedarf auszeichnen. Dazu kommen Ameisen und Termiten. Von Säugetieren sind wassersparende Formen dem Gelände angemessen. Viele Nagetiere und Huftiere der Steppen und Wüstensteppen können monatelang sich mit dem Wasser der Knollen, Zwiebeln und sukkulenten Pflanzen begnügen. Die anspruchsvolleren Nashörner, Affen, Hasen sind dagegen niemals weit von Wasserstellen entfernt. Die Vögel, die wir bereits als wassersparende Tiere kennen lernten, sind dagegen von Wasserstellen unabhängiger, besonders auch deshalb, weil sie fliegend selbst entferntere Tränken schnell erreichen können.

Nach der Lebensweise seiner Bewohner kann man das offene Gelände als das Gebiet der Lauf-, Spring- und Grabtiere bezeichnen. Schon bei den Reptilien fällt der Reichtum an schnell beweglichen Tieren auf. Deutlicher noch wird das bei den Vögeln. Obwohl schon ein gutes Flugvermögen dem Vogel Sicherheit gegenüber den meisten Feinden bietet, hat doch auch die Fähigkeit und Gewohnheit

des Laufens vielfach eine bedeutende Steigerung erfahren wie bei Hühnern, Lerchen, Ammern, bei manchen Vögeln, wie den Trappen und den Straußartigen, sogar auf Kosten der Flugfähigkeit. Wenn wir von den australischen Kasuaren und Kiwis absehen, so bevorzugen die Laufvögel, wie die Trappen und die verschiedenen Strauße (afrikanischer Strauß, amerikanischer Nandu, australischer Emu), das offene Land. Die meisten Lauftiere stellen aber doch die Säuger. Pferde, Esel, Zebras, Rinder, Gazellen, Springböcke, Gnus und andere Antilopen, ferner Kamele und Giraffen sind ausgesprochene Produkte des offenen Landes und als vortreffliche oder doch gute Läufer bekannt. Und neben diesen Huftieren sind die hundeartigen Raubtiere sowie die hochbeinigen Katzen zu nennen, wie z. B. der Gepard.

Außer dem Laufen ist das Hüpfen eine so recht in das freie Gelände hineinpassende Bewegungsart. Zu diesem Zwecke finden wir die Hinterbeine mächtig verlängert; oft, so vor allem bei den Känguruhs, spielt auch der muskulöse Schwanz eine nicht unwichtige Rolle. Gleichzeitig sind die Vordergliedmaßen in der Entwicklung auffällig zurückgeblieben und fast nur noch als Greiforgane in Gebrauch. In Australien sind es die Beuteltiere, die als Känguruhs, Känguruhratten und Beutelspringmäuse zu dieser Bewegungsweise übergegangen sind, während in den anderen Erdteilen verschiedene springende Nagetiere, wie die Wüstenspringmaus und die südafrikanischen Springhasen, ihre Stelle vertreten.

Während die beiden besprochenen Bewegungsarten vor allem dazu dienen, sich Feinden zu entziehen oder — bei den Raubtieren — zur Verfolgung der Beute benutzt werden, ist das Graben in vielen Fällen auch ein vortreffliches Mittel, sich vor den Unbilden des Klimas zu schützen, ohne den jeweiligen Standort zu verlassen. Grabtiere sind im Erdboden gegen Hitze und Kälte, gegen Sturm und viele Verfolger gesichert. Die meisten der grabenden Säugetiere gehören zu den Nagern. Oft leben sie in solcher Zahl beieinander, daß der Boden von ihnen weithin unterwühlt wird. Außer den Nagern sind aber auch noch zahlreiche andere Säuger zu nennen, wie die Gürteltiere (Dasypus), das Erdferkel (Orycteropus), das Steppenschuppentier (Manis), der Fennek (Canis zerdo), ein Fuchs der afrikanischen Wüsten, usw. Auch die Reptilien sind häufig geschickte Graber. Der Nilwaran (Varanus niloticus) vermag sich selbst in den trockensten Lehm einzugraben, viele andere, z. B. der Skink (Scincus officinalis), wenigstens in sandigem Boden (Tafel XVII).

Von Insekten sind als Erdbewohner besonders die Ameisen und Termiten zu nennen. Erstere legen ihre Nester gern unter Steinen an oder graben sich auch einfach von der Oberfläche in den Boden hinein. Die oberirdischen Bauten, wie sie uns besonders von unseren Waldameisen geläufig sind, kommen im freien Gelände um so mehr in Wegfall, je mehr der Wohnort dem Winde ausgesetzt ist. Auch die Termiten graben Erdgänge. Sie errichten über dem Erdnest aber häufig gewaltige und außerordentlich widerstandsfähige Lehmbauten. Im tropischen Australien findet man derartige Bauten, die nicht kegelförmig, sondern seitlich abgeplattet sind und ihre scharfkantigen Schmalseiten ausnahmslos nach Norden und Süden richten. Offenbar ist diese Anlage als „Kompaßnest" (Abb. 261) ein treffliches Mittel, um den Sonnenstrahlen zur Zeit des höchsten Sonnenstandes möglichst wenig Oberfläche zu bieten.

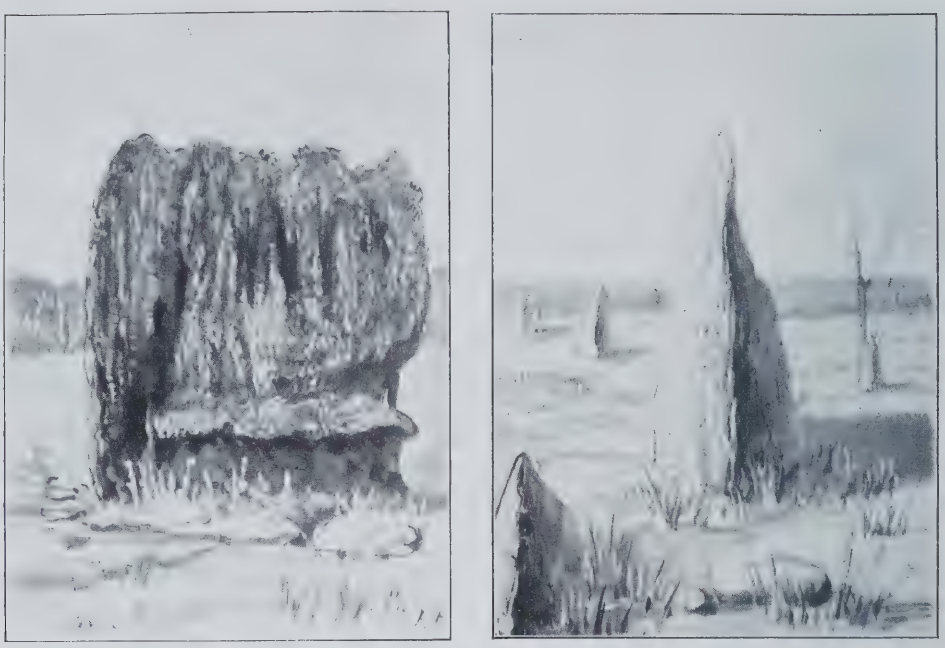


Abb. 261. „Kompaßneſt" einer auſtraliſchen Termitenart, a von Weſten, b von Süden geſehen (nach Saville Kent und Eſcherich).

Eine auffallende Eigenſchaft der meiſten Nager und Huftiere des offenen Geländes iſt ihre Vereinigung zu größeren Geſellſchaften, indem die Nager ihre Erdbaue dicht beieinander anlegen und die Huftiere ſich zu Herden zuſammenſchließen, die oft ganz gewaltigen Umfang erreichen. Gar nicht ſelten miſchen ſich in einer größeren Herde mehrere Tierarten, z. B. mehrere Antilopenarten, miteinander, und den Antilopen können ſich Einhufer, wie die Zebras, ja ſogar Strauße anſchließen. Letztere, wie auch andere Steppenvögel, treten jedoch auch in ſelbſtändigen Herden auf. Wenn auch hundeartige Raubtiere, wie Wölfe und Schakale, ſich im offenen Lande zu „Rudeln" vereinigen, ſo dient das offenbar dem leichteren Beuteerwerb.

Wenn wir jetzt dazu übergehen, noch einen Blick auf die wichtigſten Formen des offenen Geländes und ihre Tierwelt zu werfen, ſo ſind, falls wir von den Tundren und Eiswüſten zunächſt abſehen, die tropiſchen Baumſteppen oder Savannen, die Steppen im engeren Sinne und die Wüſten zu unterſcheiden. Die Steppen bieten dann inſofern noch wieder recht verſchiedene Lebensbedingungen, als ſie Trockenſteppen oder Schneeſteppen ſein können, je nachdem es lediglich die Trockenheit iſt, die das Leben der Steppe auf ein Mindeſtmaß herabſetzt, oder tiefe Temperaturen, verbunden mit Schneefall, hinzukommen.

Die Art und Weiſe, wie die Tierwelt ſich über die gefährliche Trockenzeit der Steppengebiete hinweghilft, iſt verſchieden. Wirbelloſe Tiere, wie die Schnecken und viele Inſekten, wenden dasſelbe Verfahren an wie ſo viele Pflanzen dieſer Gebiete: ſie ziehen ſich in den Boden zurück und verfallen in den Zuſtand der Trocken-

starre. Unter den Wirbeltieren schließen sich ihnen alle Amphibien und zahlreiche Reptilien an, ja sogar einzelne Säugetiere, wie das Erdferkel. Termiten, Ameisen, manche Spinnen und eine Anzahl von Reptilien dagegen behalten ihre bewegliche Lebensweise auch in der ungünstigsten Zeit. Bedeutend schlechter gestellt sind die wasserbedürftigeren größeren Säugetiere. Zwar fehlt es nicht an Nahrung, denn das schnell verdorrte Gras und seine Früchte sind nicht arm an Nährstoffen, aber die Wasserversorgung wird mit vorschreitender Trockenzeit immer bedenklicher. Solange z. B. in den südafrikanischen Steppen die Wassermelonen (Citrullus) oder saftige Zwiebeln und Knollen wasserreichere Nahrung bieten, und vor allem die Wasserstellen noch einigermaßen ergiebig sind, ist es für sie noch erträglich. Herdenweise und in ungeheurer Zahl kommen sie dann, meistens bei Nacht und oft verfolgt von Raubtieren, zur Tränke, während die Vögel hauptsächlich am Tage und in der Dämmerung erscheinen. Sind aber die Quellen schließlich versiegt, dann bleibt ihnen nichts übrig als zu wandern und nach Wasser zu suchen. Berühmt sind die Wanderungen der südafrikanischen Springböcke wegen der ungeheuren Zahl der vereinigten Tiere, die man auf 40000—80000 Stück geschätzt hat. Solche Wanderungen vollziehen sich im allgemeinen in jährlicher Regelmäßigkeit. In besonders regenarmen Jahren aber können sie den Charakter von Katastrophen annehmen, bei denen die Tiere zu Tausenden vor Hunger und Durst zugrunde gehen, ein Zeichen dafür, daß unter so ungünstigen Verhältnissen die Anpassungsmöglichkeiten der größeren Säugetiere doch nicht mehr ausreichen.

Wenn dann aber die ersten Regen fallen, der günstigen Bodentemperatur entsprechend in erstaunlich kurzer Zeit das Gras aufsprießt und die Bäume sich belauben, so ist auch die Tierwelt aus ihrer Zwangslage befreit. Wo man während der Trockenzeit keine Spur von Amphibien fand, ertönt überall das Quaken der Frösche. In den jetzt entstandenen Wassertümpeln wimmelt es bald von Insektenlarven und von Krebstieren, die aus Dauereiern entstanden sind; Kaulquappen entwickeln sich aus den abgelegten Eiern mit außerordentlicher Schnelligkeit. Eine entsprechend schnelle Entwicklung nehmen auch die Landinsekten, die bald in ungeheurer Zahl von allem, was bewohnbar und verzehrbar ist, Besitz ergreifen.

Während so in der Trockensteppe das Leben der Tiere mit ungeheurer Schnelligkeit seinem Höhepunkt zustrebt, folgt auf den Winter der *Schneesteppe* eine Periode *langsamen* Erwachens. Der Grund für diesen Unterschied liegt auf der Hand. In der Schneesteppe steigt die Bodentemperatur nur allmählich; damit hängt die langsamere Entwicklung sowohl der Pflanzen- als auch der Tierwelt zusammen, die in noch viel höherem Grade sich im Ruhezustand befindet, als das in der Trockensteppe der Fall ist. Denn alle Insekten, Spinnentiere, Tausendfüßer, Schnecken, Amphibien, Reptilien und fast alle kleinen Säuger liegen im Zustande der Winterstarre und im Winterschlaf. Einzelne, wie Ziesel und Hamster, bleiben freilich wach und zehren von ihren Wintervorräten. Vor allem aber die großen Säugetiere mit ihrer relativ kleineren Ausstrahlungsfläche trotzen dem Winter, indem sie einen mächtigen Winterpelz entwickeln. Nicht selten zwingt sie jedoch der Frost, indem er ihnen das offene Wasser unzugänglich macht, zu ausgedehnten Wanderungen, so z. B. die Kropfantilopen der Gobi und die Gabelantilopen der nordamerikanischen Prärien.

Abb. 262. Ameisenfresser (Myrmecophaga jubata).

Der Lebensreichtum der verschiedenen offenen Gelände hängt natürlich von der Menge der vorhandenen Nahrung ab und ist demgemäß sehr verschieden. Was die großen Säugetiere betrifft, so haben eine besonders hohe Arten- und Individuenzahl die Grasebenen Afrikas aufzuweisen, auch heute noch, obwohl der Reichtum seit Mitte des vergangenen Jahrhunderts bedeutend abgenommen hat. An erster Stelle stehen die zahlreichen Antilopenarten, von denen nur die Gnus und Springböcke genannt seien; dazu kommen Elefanten, Nashörner, Giraffen und Zebras. Ihnen sowie allen den kleineren Formen aus den Ordnungen der Insektenfresser und Nagetiere schließt sich natürlich eine entsprechende Zahl von Raubtieren an, vom Löwen bis zum Schakal und zur aasfressenden Hyäne. Neben der Pflanzennahrung ist besonders das reiche Insektenleben als Nahrungsquelle für eine Unzahl von Tieren hervorzuheben. Ganz besonders auffallend ist der Reichtum der Grasflur an Heuschrecken. Manche Arten treten in solchen Massen auf, daß sie zur Landplage werden. „Die Larven brachten auf der Ugandabahn in Ostafrika einen Eisenbahnzug zum Stehen, da sie 10—15 cm hoch die Schienen bedeckten. Die fertigen Tiere unternehmen weite Flüge in so großen Scharen, daß sie sich wie dunkle Wolken vom Himmel abheben. Wo die Weibchen ihre Eier in die Erde ablegen, da sieht durch die Bohrarbeit der Boden so aus, als ob er frisch von Menschenhand umgebrochen sei. Ihre Gefräßigkeit läßt die Stellen veröden, wo sie einfallen; in den großen Ebenen Nordamerikas zwangen sie früher die Bisons, aus den leergefressenen Strecken zur Futtersuche auszuwandern" (Hesse, Tiergeographie, S. 475). Aber ein erheblicher Teil der so vernichteten Pflanzensubstanz kommt indirekt doch dem höheren Tierleben zugute. Denn zahlreiche Tiere, von den Eidechsen, Schlangen und Schildkröten zu den Marabus, Störchen, Raubvögeln usw., finden in den Heu-

schrecken und anderen pflanzenfressenden Insekten willkommene Nahrung. Selbst manche Säugetiere verschmähen sie nicht.

Auch die Termiten sind Pflanzenfresser, während die Ameisen Nahrung jeder Art verzehren. Manche Ameisenarten tragen für magere Zeiten Vorräte von Samenkörnern ein, eine offenbare Anpassung an das Steppenleben; denn unsere Rasenameise (Tetramorium caespitum) tut das bei uns nur in dem heißesten Sommer, während sie in Algier regelmäßig richtige Kornkammern anlegt.

Auch den Termiten und Ameisen reiht sich eine große Zahl höherer Tiere an, die sich ganz oder fast ganz von ihnen ernähren. So leben gewisse Spechtarten in Südafrika und Südamerika hauptsächlich von Ameisen. In den Llanos und Campos Südamerikas leben die Ameisenfresser (Myrmecophaga) (Abb. 262), die mittels ihrer langen, wurmförmigen Zunge Ameisen und Termiten aus den aufgebrochenen Bauten herausangeln, und ihnen reihen sich an: die afrikanischen Erdferkel, die südamerikanischen Gürteltiere (Abb. 263), die altweltlichen Schuppentiere und die australischen Schnabeligel (Tafel XIX).

Daß besonders die Vögel in der Steppe gedeckten Tisch finden, ist nach dem bisher Gesagten selbstverständlich, und zwar nicht nur Körnerfresser, sondern vor allem auch Tierfresser, z. B. Insektenvertilger. Eine in allen Trockensteppen sich wiederholende Erscheinung ist in dieser Beziehung lehrreich, nämlich die von Zeit zu Zeit auftretenden Grasbrände. Die aufsteigenden Rauchwolken locken dann zahllose Vögel herbei, wie Schwalben, Fliegenfänger, Würger, Raken, Marabus, Störche, Kranichgeier, Falken und Bussarde. Denn da alle Tiere, die sich nicht im Boden verkriechen können, jetzt, vom Feuer aufgeschreckt, ihr Heil in eiliger Flucht suchen, ist für alle diese Vögel jetzt eine Gelegenheit zum Insektenfang, die sie gründlichst ausnutzen.

Das Gelände, das wir bei den letzten Erörterungen im Auge hatten, war die an Nahrung reiche Grasflur. Je mehr der Pflanzenwuchs abnimmt, desto mehr

Abb. 263. Gürteltiere (Dasypus gymnurus).

verödet natürlich auch das Tierleben, bis in der Wüste das Mindestmaß erreicht ist. Aber ebensowenig wie der Pflanzenwuchs in keinem größeren Teile der Wüsten völlig erloschen ist, fehlt auch das Tierleben ganz. Die Säugetiere der Wüste sind im allgemeinen nur klein; in der Sahara ist der Wüstenfuchs wohl das größte, denn die Gazelle gehört nur dem Wüstenrande an, ebenso wie der Löwe kein Wüstentier ist. Sehr viele Tiere der Wüste, besonders Eidechsen und Schlangen, vermögen sich außerordentlich schnell in den Sand einzuwühlen. Andere sind zum Laufen auf losem Sande besonders gut durch Verbreiterung der Zehen und Füße mittels Haare, Federn usw. befähigt. Bekannt ist ferner die Anpassung vieler Tiere an die Bodenfarbe, ein Thema, mit dem wir uns schon früher befaßten. Auffallend ist, daß selbst solche Feuchtlufttiere wie die Schnecken in größerer Zahl in die Wüste vorgedrungen sind. Aber es sind allerdings nur Gehäuseschnecken, und es scheint, daß eine Anzahl von Arten nur soweit reicht wie die nächtliche Taubildung, die im Innern der Sahara z. B. fehlt.

Das Sumpf- und Ufergelände. Im Sumpf- und Ufergelände ist es der Wechsel von trocknem Land und Wasser, der die Eigenart der Tierwelt in erster Linie bestimmt. Wohl finden wir auch hier noch Grabtiere: der Fischotter und der Biber z. B. schaffen sich Wohnhöhlen am Ufer ihrer Wohngewässer. Aber das Hauptmerkmal der meisten Tiere ist die „Beidlebigkeit", d. h. die Fähigkeit, im Wasser und auf dem Lande zu leben. Verdankt doch eine Wirbeltierklasse diesem Merkmal sogar ihren Namen, die Amphibien oder „beidlebigen" Tiere. Wenn wir jetzt den Ausdruck „beidlebig" durch „amphibisch" ersetzen, so ist damit aber natürlich keine Beschränkung auf die Klasse der Amphibien gemeint. Vielmehr enthalten alle größeren Gruppen luftatmender Tiere amphibische Formen.

Die amphibische Lebensweise kann sich insofern noch wieder recht verschieden vollziehen, als es sich entweder um die Fähigkeit handelt, dauernd zwischen Land- und Wasserleben zu wechseln, wie beim Fischotter, Seehund, Biber, oder lediglich um ein Verbringen der Jugendzeit im Wasser, wie bei Libellen, Stechmücken Fröschen usw. Freilich kann dann unter Umständen das entwickelte Tier die Fähigkeit haben, wieder ins Wasser zurückzukehren, wie unter unseren Beispielen der Frosch. Und insofern ergibt sich auch noch ein Unterschied, als entweder das Wasser nur einen Zufluchtsort vor Gefahren oder vor Trockenheit bedeutet, wie für den erwachsenen Frosch, dessen vorklappbare Zunge ja doch auf den Fang von Lufttieren berechnet ist, oder — etwa beim Fischotter — das Wasser vielmehr das Jagdgebiet darstellt, während der Schlupfwinkel das trockene Land ist.

Durchmustern wir das Tierreich in bezug auf amphibische Tiere, so erweist sich deren Zahl so außerordentlich groß, daß für uns eine scharfe Auswahl unter den sich darbietenden Beispielen geboten ist. Beginnen wir mit den Raubtieren, so können wir aus einigen einheimischen Tieren eine sehr interessante Reihe bilden, die uns den Übergang vom Landleben zum amphibischen Leben veranschaulicht. Unser Iltis, bekannt als gefährlicher Geflügelräuber, hält sich gern am Wasser auf und jagt sogar gelegentlich im Wasser nach Fröschen, Fischen und Nattern. Sein naher Verwandter, der Nörz, schwimmt bereits vortrefflich, hat auch schon eine Bindehaut zwischen den Zehen und ernährt sich hauptsächlich von Krebsen, Fischen und Fröschen. Der Fischotter ist dem Wasserleben noch mehr angepaßt, besitzt wohl-

ausgebildete Schwimmhäute und frißt Fische. Der Eisbär steht auf einer ähnlichen Anpassungsstufe. Die Seehunde endlich bilden unter den Raubtieren den Höhepunkt der Anpassung an das Wasserleben; aber auch sie bleiben insofern noch Landtiere, als sie zur Fortpflanzung das Land aufsuchen. Die einzigen Säugetiere, welche ganz zu Wassertieren — und zwar sekundären Wassertieren — geworden sind, sind die Wale und die Sirenen, die aber als solche nicht mehr in den Bereich unserer gegenwärtigen Betrachtungen fallen. Als Verwandte der Seehunde wären noch die Walrosse zu nennen. Unter den Huftieren haben manche tropische Arten starke Neigung, das Wasser aufzusuchen; wirklich amphibisch lebt das Nilpferd. Die Insektenfresser haben einige Spitzmäuse, z. B. unsere Wasserspitzmaus, in das Wasser entsandt, die Nagetiere den Biber, die Bisamratte, die Wasserratte und andere. Unter den Kloakentieren endlich ist das Schnabeltier als geschickter Schwimmer und Taucher zu nennen.

Unter den Vögeln sind hier die Formen zu nennen, welche Linné zu den beiden Ordnungen „Grallae“ und „Anseres“, zu deutsch etwa: Watvögel und Schwimmvögel, zusammenfaßte. Bis in die neuere Zeit hat man an dieser Gruppierung festgehalten. Dann aber lehrten genaue anatomische Untersuchungen, daß diese Gruppen wohl ökologische, aber nicht systematische Bedeutung haben, und daß z. B. die Schwimmvögel auf nicht weniger als sieben Ordnungen verteilt werden müssen, und ähnlich die Watvögel. Auch die Übereinstimmung im Merkmal der Schwimmhäute oder der Watbeine (= lange Beine mit wenig befiedertem Unterschenkel) hat man also als Konvergenzerscheinung, hervorgerufen durch gleichartige Lebensbedingungen, erkannt. Als ökologische Gruppen jedoch haben die Wat- und Schwimmvögel für die Tiergeographie nach wie vor ihre hervorragende Bedeutung. Sind doch die „Watvögel“, wie der Name schon sagt, zu einem guten Teile Bewohner des sumpfigen Ufergeländes, in dem sie vor allem mit langen Beinen watend ihre Nahrung suchen, während die Schwimmvögel zum Nahrungserwerb auf die freie Wasseroberfläche hinausschwimmen, wofür ihre Füße mit Häuten versehen sind. Unter den Schwimmvögeln gibt es dann bekanntlich Formen, welche tauchen können. Sie haben besonders dicht anliegendes Gefieder, und ihr Auftrieb ist dadurch vermindert, daß die Röhrenknochen nicht von Luftsäcken, sondern mit Mark erfüllt sind. Einige unter diesen Tauchvögeln haben sogar gelernt, mit den Flügeln unter Wasser zu rudern, so der Haubentaucher, vor allem aber die Pinguine, deren Flügel ja zu flugunfähigen Wasserrudern geworden sind. Alle diese Anpassungen aber haben sich bei Vögeln der verschiedensten Ordnungen vollzogen.

Die sogenannten „Watvögel“ sind zu einem guten Teile Bewohner des Meeresstrandes, die zur Ebbezeit oder, wenn starke Winde zahllose Seetiere auf den Strand geworfen haben, hier einen reichgedeckten Tisch finden. Sie pflegen sich hier, wenn das Wasser zurückweicht, zu sammeln, um bei eintretender Flut landeinwärts zu fliegen und auf Viehweiden und Wiesen ihrer Nahrung nachzugehen. Begreiflich ist, daß solche Küstenvögel an Steilküsten fehlen, und daß Meeresteile mit geringer Flutbewegung, wie die Ostsee, arm daran sind. Die gewaltige Zahl, in der sie in den ihnen günstigen Sand- und Schlickstrandgebieten auftreten, erklärt sich einmal aus dem Nahrungsreichtum dieser Küstenzonen, sodann aus der linearen Form dieses Wohngebietes, die eine, wenigstens vorübergehende, Zusammendrängung der Bewohner geradezu erzwingt.

Besonders aber zeigt sich diese erzwungene „Geselligkeit" an den Brutplätzen der Seevögel. Die arktischen Arten wählen zum Brutgeschäft entweder steile Felsen oder kleine Inseln, die beide — letztere wenigstens, sobald das Eis geschmolzen ist — den Raubsäugetieren, unter denen vor allem der Eisfuchs für die Brutvögel in Betracht kommt, unzugänglich sind. Das sind die berühmten „Vogelberge" und „Vogelinseln". Möwen, Lummen, Alken, Tölpel bedecken in ungeheurer Zahl steil aus dem Meere aufsteigende Felsen, indem sie alle Vorsprünge derselben ausnutzen. Berühmt sind die Vogelberge der Bäreninsel. „Die unermeßlichen Massen der Vögel lassen nicht im entferntesten eine Schätzung ihrer Zahl zu. Der Vergleich mit Bienen und Mückenschwärmen genügt nicht, um eine Vorstellung von der Menge der Einzelwesen zu geben. Hier müssen nicht Beispiele aus dem Tierleben, sondern solche aus der anorganischen Welt herangezogen werden: Schnee- und Hagelfälle, Sturmesbrausen und Lawinenstürze sind bessere Vergleichsobjekte." „Sie verbergen die Sonne, wenn sie auffliegen; sie bedecken die Schären, wenn sie sitzen; sie übertäuben das Donnern der Brandung, wenn sie schreien; sie färben die Felsen weiß, wenn sie brüten." (Zitate aus Hesse nach Römer-Schaudinn und Faber.)

Auf der südlichen Halbkugel wiederholt sich in polaren und subpolaren Gebieten das Schauspiel der Vogelbrutplätze ganz ähnlich wie im Norden. Nur ist die Mannigfaltigkeit der Arten geringer als dort, und die Brutplätze brauchen nicht auf kleinen Inseln oder an steilen Felsklippen zu liegen, weil vierfüßige Räuber wie der Eisfuchs hier fehlen. Hauptsächlich handelt es sich um Pinguinarten, die allesamt auf die südliche Halbkugel und der Mehrzahl nach auf die Südspitzen der Festländer und die dortigen Inseln, sowie auf das Gebiet der Antarktis beschränkt sind, obwohl einige Arten sich dem Äquator ziemlich stark nähern.

Die Brutstätten der Meeresvögel in den Tropen unterscheiden sich von denen der nördlichen und südlichen Gegenden dadurch, daß sie fast das ganze Jahr in Benutzung sind, entsprechend den dafür günstigen klimatischen Bedingungen. Meistens werden unbewohnte, kleine Inseln gewählt, und hier herrscht dann das ganze Jahr hindurch ein fortwährendes Kommen und Gehen der verschiedensten Vogelarten.

Auch Reptilien haben in nicht geringer Zahl amphibische Lebensweise angenommen, wie die Krokodile, die Sumpfschildkröten, die Seeschildkröten, die Warane und unter den Schlangen die Anakonda und unsere Ringelnatter beweisen. Weit auffälliger zeigen aber die Amphibien des nassen Geländes das Schwanken zwischen dem trockenen und dem feuchten Element, da alle im fertigen Zustande das Land bewohnenden Mitglieder dieser Klasse ihre Jugendzeit im Wasser verleben. Daneben haben sich in dieser Wirbeltierklasse aber auch noch Formen erhalten, die als Kiemenmolche dauernd das Wasser bewohnen und somit wohl ursprüngliche Wassertiere sind. Mit ihnen haben wir aber hier ebensowenig zu tun, wie mit den vorhin erwähnten sekundären Wassertieren.

Fische mit amphibischer Lebensweise sind nicht sehr zahlreich. Bekannt ist, daß der Flußaal infolge der Kleinheit seiner Kiemenhöhlenöffnung eine Zeitlang außerhalb des Wassers aushält, sofern nur die Bedingungen derartig sind, daß seine Haut nicht eintrocknet. An tropischen Flachküsten kann man Fische, wie den Schlamm-

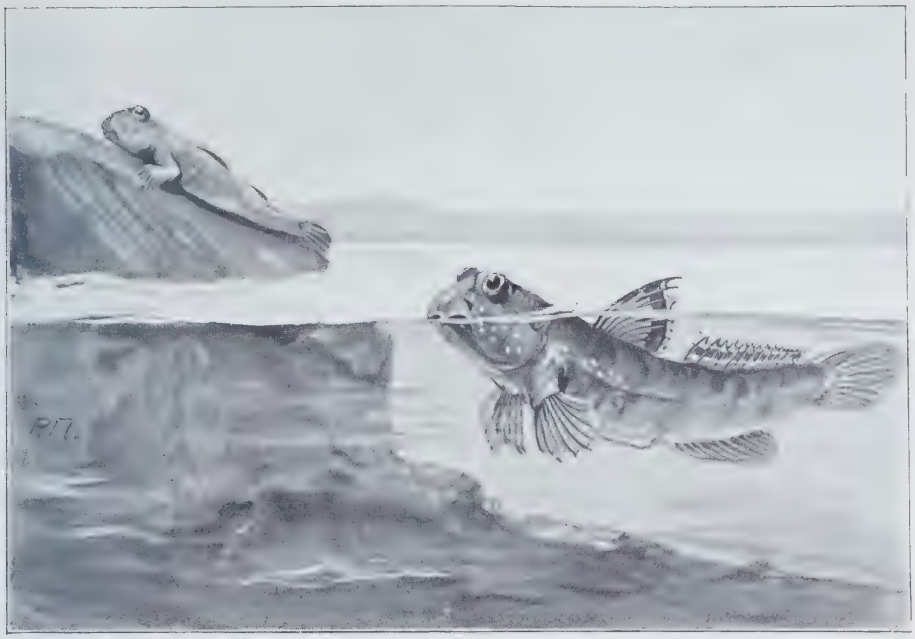


Abb. 264. Der Schlammspringer (Periophthamus), das Wasser verlassend.

springer (Periophthalmus), außerhalb des Wassers springend nach Insekten jagen sehen (Abb. 264). Am bekanntesten sind jedoch die Labyrinthfische, die ihre Hauptverbreitung im tropischen Asien haben, und die sich der Beschaffenheit ihrer oft versiegenden Wohngewässer dadurch angepaßt haben, daß eine Erweiterung der Kiemenhöhle als besonderes Luftatmungsorgan ausgebildet wurde. Hier findet sich ein zierlich gefaltetes Organ (Abb. 265), dessen Hautüberzug reich an Blutgefäßen ist, die diesen Hohlraum zu einem der Lunge physiologisch vergleichbaren Luftatmungsorgan machen. In sauerstoffarmem Wasser kommen diese Tiere von Zeit zu Zeit zur Luftaufnahme an die Oberfläche. Beim Versiegen des Gewässers vergraben sie sich im Schlamm. Der ostindische Kletterfisch (Anabas scandens) unternimmt sogar ausgedehnte Landwanderungen, bei denen er die Dornen der Kiemendeckel zur Fortbewegung benutzt. So haben diese merkwürdigen Fische auf ihre besondere Weise dasselbe erreicht, was die in den Schlamm ihrer austrocknenden Gewässer sich eingrabenden Lungenfische dadurch erzielen, daß sie ihre Schwimmblase zur Lunge umbilden. Während nun aber das Verfahren der Lungenfische sich als geeignet erwies, beim weiteren historischen Aufstieg der Wirbeltiere über Amphibien—Reptilien bis zu Vögeln und Säugetieren als Atmungsmethode beibehalten zu werden, sind die Labyrinthfische mit ihrer Methode vereinzelt geblieben und überraschen uns gerade deswegen durch die Absonderlichkeit ihres Verfahrens.

Wenden wir uns nun den wirbellosen Tieren zu, so sind zunächst einige Schnecken zu nennen, die sozusagen auf der Grenze von Luft und Wasser leben, beispielsweise die Bernsteinschnecken (Succinea), sowie eine Anzahl von Schnecken, die in der

Gezeitenzone des Meeres vorkommen. Die meisten Schnecken sind jedoch entweder ausgesprochene Land- oder Wassertiere. Sehr häufig sind dagegen amphibische Formen bei den Insekten. Ganz amphibisch leben die Gruppen der Libellen, Eintagsfliegen, Frühlingsfliegen und Köcherfliegen, während von den Fliegen, Mücken, Netzflüglern und Schmetterlingen nur ein Bruchteil, zum Teil nur wenige Arten, ihre Jugendzeit im Wasser verbringen. Nicht vergessen seien diejenigen Insekten, die, wie die Wasserläufer unter den Wanzen, sowie gewisse Springschwänze, die Oberflächenspannung des Wassers ausnutzen, um sich auf der Wasserfläche wie auf einer Eisfläche zu tummeln, ohne dagegen zu eigentlichen Wassertieren zu werden.

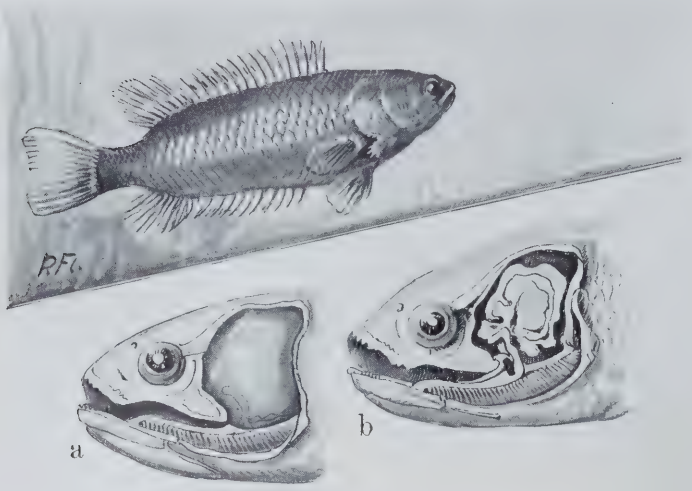


Abb. 265. Der Kletterfisch (Anabas scandens).
Unten: Sein Labyrinthapparat durch Entfernung des Kiemendeckels und der benachbarten Körperwand freigelegt; a Labyrinthtäschchen noch geschlossen, darunter eine Kieme; b Labyrinthtäschchen geöffnet.

Die Polargebiete. Da das Tierleben vom Pflanzenleben abhängt, so ist das Landtierleben der Polargebiete in entsprechender Weise verarmt wie die Nahrung spendende Landflora. Schon die Artenzahl der Landsäugetiere, welche den ungünstigen Bedingungen der Arktis zu trotzen vermögen, ist gering, obwohl diese warmblütigen Tiere mit ihrer Fähigkeit zur Hervorbringung trefflicher Wärmeisolatoren — Speckschicht und Pelz — doch zu den günstigst gestellten Tierformen gehören. Am artenreichsten sind sie im nordöstlichen Grönland, wo außer dem Eisbären sieben Säugetiere leben, nämlich: Eisfuchs, Wolf, Hermelin, Moschusochse, Rentier, Hase und Lemming. Aber schon im westlichen und südlichen Grönland kommen nur noch drei Arten vor. Allgemein verbreitet ist der Eisfuchs (Canis lagopus), der wie der Eisbär bei seinen Streifzügen treibende Eisschollen benutzt. Auch die Anzahl der Landvögel ist nur klein. Da sind als Standvögel zu nennen: das Schneehuhn, die Schneeule, die Edelfalken und der Kolkrabe. Alle kleineren Vögel sind Zugvögel, wie der Zeisig, die Schneeammer und andere. Sie entziehen sich also dem arktischen Winter durch die Flucht. Die erwähnten Schutzmittel der Warmblüter gegen Wärmeabgabe sind bei allen Arten stark ausgebildet. Während z. B. unser Feldhase kaum jemals eine Speckschicht ansetzt, ist sein nordischer Verwandter, der Schneehase, zu Beginn des Winters sehr fett. Beim Renntier wird die Speckschicht sogar 3—5 cm dick. Da die Nahrung für die nordischen Tiere nicht immer reichlich ist, so sind sie ausnahmslos zu Allesfressern geworden, d. h. sie

Zwei Fallschirmtiere: Fliegender Drache und Flugfrosch.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

bevorzugen wohl bestimmte Nahrung, aber sie wissen sich auch mit ganz abweichender Nahrung zu helfen. Selbst das Renntier, dessen Hauptnahrung die Renntierflechte ist, verschmäht nicht das an den Strand gespülte Seegras oder einen Lemming, dessen es habhaft werden kann.

Die weiße Farbe des Pelzes oder Gefieders bei manchen nordischen Tieren ist ja meistens als Schutzfarbe gedeutet worden. Doch ist auch eine physiologische Deutung möglich, insofern weiße Flächen die Wärme weniger schnell ausstrahlen als dunkle. Für die Absorption der Wärmestrahlen des Sonnenlichtes ist ja freilich die dunkle Farbe günstiger. Aber bei den Warmblütern tritt die Bedeutung dieser Wärmeaufnahme doch weit zurück hinter dem Bedürfnis nach dem Zusammenhalten der selbsterzeugten Körperwärme. Die Deutung der weißen Färbung als Schutzfarbe bleibt daneben sicher zu Recht bestehen; das Schneehuhn z. B. hat, solange es sein Winterkleid trägt, ohne Zweifel den Trieb, die gleichgefärbten Schneeflächen als Versteck aufzusuchen. Auf die Schneeule und den Grönlandsfalken kann dagegen die Schutzfarbenlehre nicht angewandt werden, da sie keine Verfolger haben, vor denen sie sich verbergen müßten, und da sie ihre Beute fliegend erhaschen. Für sie, wie auch für die weißgefärbten Vögel der Antarktis bleibt also nur der genannte physiologische Vorteil bestehen.

Die Erscheinung des Winterschlafes fehlt im Polargebiete, weil in der Tiefe des Bodens die mittlere Jahrestemperatur herrscht, die in diesen Gegenden ja stets unter 0^0 liegt, so daß der Boden, wie schon bei der Besprechung der Polarflora erwähnt wurde, von 30—40 cm Tiefe an dauernd gefroren und ein Eingraben unmöglich ist. So bleiben außer dem Schnee, in dem z. B. die Schneehühner Gänge machen, und unter dem sie dann Schutz und Nahrung finden, nur noch Felsspalten übrig, in denen kleinere und mittelgroße Säugetiere sich, ohne aber Winterschlaf zu halten, verbergen können. Die meisten Säugetiere und Vögel aber müssen wandern, um in Gebiete mit ausreichender und erreichbarer Nahrung zu kommen. So wandert das amerikanisch-grönländische Renntier in gewaltigen Herden nach Süden, indem sich ihm der Wolf als getreuer Begleiter anschließt. Die Amphibien und Reptilien passen als Tiere mit schwächerem Stoffwechsel und geringer Eigenwärme nicht in das arktische Gebiet hinein, denn sie sind aus diesem Grunde unfähig, den Winter in aktivem Zustande zu überdauern. Deshalb reichen sie auch nur mit wenigen Arten — Bergeidechsen, Kreuzotter, Grasfrosch, Moorfrosch u. a. — über den Polarkreis hinaus in das Grenzgebiet zwischen arktischem und gemäßigtem Gelände, wo sie gerade noch Gelegenheit zu passenden Winterquartieren finden.

Erwähnen wir dann noch kurz die Antarktis, so wäre zuerst an das zu erinnern, was auf früheren Seiten über ihr ungünstigeres Klima und ihren abweichenden Pflanzenwuchs — das fast völlige Fehlen der Blütenpflanzen — gesagt wurde. Daraus erklärt es sich, daß dem antarktischen Gebiete alle echten Landwirbeltiere fehlen. Auch das niedere Tierleben ist nur ärmlich und hält keinen Vergleich mit der nordischen Tierwelt aus. Auf die einzelnen Tierformen dieses Gebietes, von denen die Pinguine schon verschiedentlich genannt wurden, soll hier nicht näher eingegangen werden.

Die Tierwelt der Höhen. Die Gebirge, insbesondere die Hochgebirge, bieten für die Tierwelt, ähnlich wie für die Pflanzen, besondere Bedingungen dar, die

ihren Einfluß auf das Tier ausüben und manche Arten von der Besiedelung des Gebirges von vornherein ausschließen. Zuerst sei der Luftdruck genannt, dessen Verschiedenheiten für die Pflanze, wie es scheint, keine Bedeutung besitzt, für die warmblütigen Wirbeltiere aber um so wesentlicher ist. Versuche haben gezeigt, daß solche Tiere, ähnlich wie der Mensch, bei Verminderung des Luftdrucks Zeichen von Sauerstoffmangel zeigen. Tauben z. B. verhielten sich dem Menschen gleich, indem sie schon beim Sinken des Druckes auf 350 mm Quecksilbersäule Zeichen der Atemnot gaben, Affen reagierten bei 300, die Katze bei 270, der Hund bei 250, das Kaninchen bei 200 mm. Frösche aber zeigten Unbehagen erst bei 100 mm Druck. Solche Unterschiede werden nicht ganz ohne Einfluß auf die Verbreitung der Tiere im Gebirge geblieben sein.

Von besonders großer Bedeutung ist natürlich die Temperaturabnahme mit steigender Höhe, die in den Alpen im Juli 1° C auf 140 m Steigung beträgt. Sie hat zur Folge, daß die Artenzahl der verschiedenen Tiergruppen im allgemeinen mit steigender Höhe abnimmt, indem immer mehr Tiere, z. T. wegen des Fehlens ihrer Futterpflanzen, von den höheren Regionen ausgeschlossen werden. Die tiefen Temperaturen des Winters werden für alle Tiere, welche in Winterstarre unter der Schneedecke überwintern, sehr gemildert, da der Schnee als schlechter Wärmeleiter außerordentlich guten Schutz gegen Kälte gewährt. Bei einer Lufttemperatur von — 17° C fand man in 52 cm Tiefe eine Temperatur von — 1,6° C.

Die niedrigen Temperaturen der großen Höhen wirken natürlich verlängernd auf die Entwicklungsdauer vieler Tiere. Die Insekten dieser Region gehören deshalb in der Regel zu kleinen Arten, die an sich eine kurze Entwicklungszeit haben. Manche Arten helfen sich in der Weise, daß sie die Entwicklung, die unter günstigen Bedingungen in einem einzigen Sommer stattfindet, auf zwei Sommer verteilen. So fliegt z. B. der Weißling Pieris callidice in der nivalen Stufe nur jedes zweite Jahr in größerer Zahl, ähnlich wie in der Ebene die Maikäfer nur alle 3—4 Jahre.

Unter den alpinen Insekten ist ein besonders hoher Prozentsatz stark zottig behaart, so der Apollofalter, viele Fliegen, die Hummeln, ja sogar einige Heuschrecken. Was die Hummeln betrifft, so ist ihre Beteiligung an der Besiedlung der Alpen größer als bei allen anderen Insekten, denn von 26 in ganz Tirol vorkommenden Arten findet man nicht weniger als 24, also über 90 v. H., auch im Hochgebirge, manche bis zur Schneegrenze. Man muß annehmen, daß ihre starke Behaarung ihnen dieses Übergewicht verschafft hat.

Zur Temperatur kommt noch die Feuchtigkeit, die in der alpinen Region im allgemeinen größer ist. Meistens sind ja im Hochgebirge die Niederschläge stark vermehrt, und die Bodenfeuchtigkeit wird durch die abschmelzenden Schneemassen in der Regel auf einer beträchtlichen Höhe erhalten. Auf das Zusammenwirken von niedriger Temperatur und erhöhter Feuchtigkeit führt man die als „Melanismus" bezeichnete düstere Färbung vieler Gebirgstiere zurück. Am bekanntesten ist sie von gewissen Schmetterlingen, bei denen man auch experimentell solche Kälteformen erzeugen konnte. Auch die schwarze Abart der Kreuzotter tritt besonders häufig im Gebirge auf. Da dunkle Flächen die auftreffenden Wärmestrahlen stärker absorbieren, kann man an eine physiologische Bedeutung des Melanismus denken.

Aus der Veränderung von Luftdruck, Temperatur und Feuchtigkeit mit wechselnder Höhe erklärt sich die Erscheinung der Schichtung der Tierwelt im Gebirge, die der uns schon bekannten Schichtung der Pflanzenwelt entspricht. Und, wie der regionalen Schichtung die zonale Anordnung der Pflanzen zum Pole hin annähernd parallel geht, so ist ein ähnlicher Parallelismus auch bei den Tieren zu erkennen. Ein auffallendes Beispiel dafür bieten die europäischen Schnirkelschnecken (Helix). In Deutschland, Frankreich, England und dem südwestlichsten Norwegen kommen zwei weitverbreitete Helixarten, die Hainschnecke (H. nemoralis) und die Gartenschnecke (H. hortensis) nebeneinander vor. Gehen wir weiter nach Norden: nach Schottland, dem mittleren Norwegen und Schweden, nach Kurland, Livland und dem südlichen Finnland, so fehlt hier H. nemoralis, und nur noch H. hortensis tritt auf. In Finnmarken, Lappland und Nordostrußland findet auch H. hortensis keine Möglichkeit zur Ansiedlung mehr, und wir sind im Gebiete von H. arbustorum und H. fruticum, bis endlich in einem hochnordischen Gürtel auch diese Arten fehlen und nur noch ganz kleine Landschnecken vorkommen. Genau dieselben Gürtel mit denselben Schneckenarten sind nun aber auch in den Alpen zu unterscheiden. „Die höchsten, am Rande des ewigen Schnees in Höhen von über 2300 m vorkommenden Arten gehören hier der Gattung Vitrina an, derselben, die auch im Tiefland zuerst im Frühjahr erscheint und sich zuletzt vergräbt, und die sich auch noch in Grönland findet" (Zitat aus Hesse nach Dahl). In ähnlicher Weise findet man eine ganze Anzahl von Arten aus den verschiedensten Tiergruppen regional verteilt. Als Beispiel seien noch nach Zschokke (aus Hesse, Tiergeographie) die folgenden fünf Amphibien angeführt.

	Dauer des Larvenlebens	Höchste Wohngebiete
Grasfrosch (Rana fusca)	85— 95 Tage	2500—2600 m
Laubfrosch (Hyla viridis)	80— 98 „	2200 „
Erdkröte (Bufo vulgaris)	110—120 „	2000—2100 „
Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans)	120 - 130 „	1500—1650 „
Unke (Bombinator bombinus) . . .	124—134 „	1200—1500 „

An diesen Beispielen erkennt man sehr schön die Bedeutung der Entwicklungsdauer als Ursache für den Ausschluß einzelner Tierarten von bestimmten Höhen.

Da wir uns hier auf die wichtigsten Gesichtspunkte für das Höhenleben der Tiere beschränken müssen, bleibt uns jetzt nur noch übrig, auf die Tatsache hinzuweisen, daß das Hochgebirge Gelegenheit gegeben hat zur Ausbildung eines besonderen Klettertiertypus unter den größeren Säugetieren. Wir denken hier nicht an Klettertiere, die an den Wald gebunden sind und die im Gebirge natürlich, sofern nicht die Temperaturen ihnen Grenzen setzen, ebenso zu finden sind wie in der Ebene. Es sind vielmehr die Felsenkletterer gemeint, die durch ihre Geschicklichkeit beim Ausnutzen von Felsvorsprüngen und durch ihre gewaltige Springfähigkeit überraschen. So sind mehrere Antilopenarten zu Felsenkletterern geworden, unter ihnen die europäische Gemse, die wir geradezu als das Urbild des Gebirgskletterertieres bezeichnen können. Auch Schafe und Ziegen sind fast ausnahmslos Gebirgstiere und viele erreichen im Hochgebirge die Schneegrenze. In Südamerika ist

das Guanaco zu nennen und in Afrika gewisse Paviane, die in Abessinien die alpine Stufe bis zu 4000 m Höhe bewohnen.

e) Einige Ergebnisse und Probleme der genetischen Biogeographie.

Die Folgen der geographischen Isolierung.

Schon bei der Besprechung der Abstammungslehre mußten wir darauf hinweisen, daß die Neubildung von Arten begünstigt wird durch eine Trennung der Artmitglieder in zwei oder mehrere sich getrennt fortpflanzende Gruppen. Diese „Isolierung" kann rein biologischer Natur sein, z. B. durch etwas verschiedene Fortpflanzungszeit bewirkt werden; sie kann aber auch räumlich sein, und das ist der Punkt, mit dem wir uns hier etwas eingehender beschäftigen müssen.

Inselbewohner. Als erstes Beispiel mögen die im Stillen Ozean auf dem Äquator gelegenen, vulkanischen **Galapagosinseln** dienen, die von Darwin in seinem Werke „Entstehung der Arten" mehrfach verwertet werden. Ob diese Inseln einst mit Südamerika zusammenhingen oder ob sie zu den „ozeanischen Inseln" gehören, die als vulkanische Bildungen oder als Koralleninseln emporgestiegen sind, ist wohl noch nicht endgültig entschieden. Aber so viel ist sicher, daß die Tierwelt durchaus südamerikanischen Charakter trägt, während unter den Pflanzen einige auch an Indien und Afrika erinnern. Aber fast alle Tierarten und mehr als die Hälfte aller dort gefundenen Pflanzenarten sind „endemisch", d. h. der Inselgruppe eigentümlich und nirgends sonst vorkommend. Viele von den Arten sind auf dem südamerikanischen Kontinente durch „Parallelarten" vertreten. In anderen Fällen fehlen aber diese Parallelarten, vermutlich, weil sie ausgestorben sind, so z. B. die riesigen, freilich auch auf der Inselgruppe fast ausgerotteten Elefantenschildkröten. Nun kommt dazu aber die merkwürdige Erscheinung, daß von den sechs größeren und neun kleineren Inseln jede Insel wieder von eigenen Lokalarten von Vögeln, Eidechsen, Schildkröten usw. bewohnt wird. Von den elf Arten der Gattung der Spottdrosseln z. B. ist nur eine Art mehreren Inseln gemeinsam, während zehn dieser Arten auf je eine bestimmte Insel beschränkt sind, und was von den beweglichen und verbreitungsfähigen Vögeln gilt, trifft erst recht für andere, sich weniger leicht verbreitende Tiere zu.

Ein ganz vortreffliches Beispiel für die Wirkung räumlicher Sonderung bietet sodann die Tier- und Pflanzenwelt der **Hawaii- oder Sandwichinseln,** die vom amerikanischen Festland gegen 3000 km entfernt sind. Es sind Vulkaninseln, die unbedingt unter den Begriff der ozeanischen Inseln fallen. Was nun zunächst an ihrer Flora und Fauna auffällt, ist auch hier der Reichtum an endemischen Formen. Fast $^3/_4$ der Pflanzen sind endemisch, ebenso $^3/_4$ der Landschnecken, von 3325 Insektenarten sind es über 2700, von 428 Käferarten 352, darunter 99 nur auf diesen Inseln heimische Gattungen. Die Verwandten dieser Tiere finden sich nicht nur in Polynesien und Australien, sondern auch in Amerika, auf Kuba, ja selbst auf St. Helena. Am meisten interessiert uns aber hier die der Inselgruppe eigene Familie der Achatinelliden. Diese kleinen Baumschnecken leben in den zahlreichen, bewaldeten Tälern, die sich strahlenförmig von den Vulkanen herabziehen. Da aber die trennenden Grate unbewaldet sind, so ist die an Pflanzen gebundene Tierwelt

dieser Täler wirksam geschieden, und es haben viele dieser Täler ihre besondere Art oder Unterart ausgebildet. Die Insel Molokai hat nur 720 qkm Fläche und trotzdem nicht weniger als 70 Arten und Unterarten von Achatinelliden, darunter 56, die der Gattung Achatinella angehören. Im ganzen besteht die Familie aus 14 Gattungen mit etwa 300 Arten und zahllosen Unterarten. Dieser ganze Reichtum an Formen muß sich hier an Ort und Stelle entwickelt haben. Anzunehmen ist, daß die Besiedlung der wahrscheinlich sehr alten Inseln schon zu einer Zeit erfolgt ist, wo vielleicht die Verteilung von Land und Wasser erheblich anders war als heute, so daß wir möglicherweise nicht mit den heutigen gewaltigen Entfernungen zu rechnen brauchen. Die Beschränkung der Achatinelliden auf diese Inselgruppe, ihre weitgehende Zersplitterung in Gattungen, Arten und Unterarten und deren Verteilung auf die vielen Täler der Inseln läßt aber keinen anderen Schluß zu, als daß in grauer Vorzeit eine oder wenige Arten von Vorfahrenschnecken durch Verschleppung eingewandert und die Stammeltern des heutigen reichgegliederten Zweiges geworden sind. Dabei ist natürlich auch anzunehmen, daß sich die Einwanderer in einem Zustande starker Veränderlichkeit befanden, oder daß durch die Lebensbedingungen ihres neuen Wohnortes eine starke Neigung zur Hervorbringung von Mutationen erzeugt wurde, eine Annahme, die auch in allen ähnlichen Fällen zu machen ist.

Bewohner von **Hochländern und Gebirgen.** Das Beispiel der Hawaii-Inseln und ihrer Schneckenbevölkerung zeigt uns, daß nicht nur Meere, sondern auch Gebirgskämme starke Verbreitungsschranken sein und dadurch die Erzeugung von Sonderformen begünstigen können. Dafür gibt es auch noch Beispiele größeren Umfanges. So ist ja doch das riesenhafte Gebiet von **Tibet** rings von hohen Gebirgen eingeschlossen, und dieser Absonderung entspricht denn auch eine ganz eigenartige Tierwelt. Von 28 Gattungen von Säugetieren sind 5 nur in Tibet zu finden, und von 46 Arten nicht weniger als 30. Es sei nur an den Yak oder Grunzochsen (Poephagus grunniens) als Eingeborenen Hochtibets erinnert. Raubtiere, Insektenfresser, Nagetiere, Antilopen, sie alle steuern eine Reihe besonderer Arten bei. Aber nicht nur Ebenen oder Hochebenen, die durch Gebirge umschlossen sind, sondern auch Gebirge sowie einzelne Berge können den Charakter des Isoliertseins aufweisen. So besitzen die Pyrenäen, die Alpen, der Kaukasus, der Himalaja, der Sinai usw. ihre besonderen Steinbockarten. Für diese Tiere sind die Tiefländer ausreichende Verbreitungsschranken. Vergleicht man in Afrika die Säugetiere an den Abhängen des Kenia und des Kilimandscharo miteinander, so sind sie einander sehr ähnlich, aber die Arten sind nicht identisch, sondern Arten des einen Berges sind auf dem anderen durch nahe verwandte Formen vertreten, wie für 18 Paare von Säugetierarten nachgewiesen ist. Ein derartiger Befund läßt nur die Deutung zu, daß die Artenpaare sich durch Spaltung aus einem ursprünglich einfachen Artenbestande entwickelt haben.

Bewohner isolierter Gewässer. Selbstverständlich gilt Entsprechendes wie für Landtiere auch für Wassertiere. Was allerdings die Hochseetiere betrifft, so ist für sie die Zahl der Ausbreitungsschranken nur gering. Hier kommen, abgesehen von den großen Kontinenten, nur Temperaturunterschiede und Meeresströmungen in Betracht. Anders steht es mit den **Flachwassertieren,** denn für sie

tritt vor allem die Wassertiefe und die Beschaffenheit des Untergrundes als Verbreitungshindernis auf. Besonders bei wenig beweglichen oder gar festsitzenden Tiergruppen beobachtet man deshalb die Ausbildung von geographischen Unterarten und Arten, die stellvertretend in benachbarten Gebieten auftreten. So sind an der Küste von Neuseeland alle Seerosen (Aktinien) endemisch. Ein vortreffliches Beispiel liefern auch die Fische zu beiden Seiten der Landenge von Panama. Hier sind im Stillen Ozean und in dem Karibischen Meer die Lebensbedingungen zweifellos sehr ähnlich. Außerdem weiß man auf Grund geologischer Feststellungen, daß die Trennung der beiden Meere erst am Ende der Miocänzeit, also im Tertiär, durch Emporsteigen des heutigen Isthmus erfolgt ist. Bei der Untersuchung der auf beiden Seiten vorkommenden Tiere hielt man nun anfangs die Arten für gleich; später aber stellte sich heraus, daß es sich um Artenpaare handelt. Bei den dortigen Küstenfischen hat man z. B. über 100 derartige Parallelarten gefunden, die sich offenbar erst seit dem mittleren Tertiär ausgebildet haben.

Bei den **Binnengewässern** liegen die Dinge anders. Auf den ersten Blick sollte man meinen, daß die zahllosen Seen und Flußsysteme ebensovielen Inseln entsprächen und in ihrer Tier- und Pflanzenwelt die Wirkung der Isolierung aufs beste zeigen müßten. Tatsächlich hat aber die Erforschung der Süßwasserbecken ergeben, daß im allgemeinen die Zahl ihrer endemischen Arten nur sehr gering ist, und daß wenigstens die wirbellosen Wassertiere vielfach geradezu eine weltweite Verbreitung haben. Das gilt von Urtieren (Protozoen), Süßwasserpolypen, Süßwasserschwämmen, Schnecken, Muscheln, Insekten und Krebstieren. Um nur ein Beispiel zu nennen: unser Süßwasserschwamm (Ephydatia fluviatilis) kommt in Europa, Nordamerika, Südafrika, Australien und im Malaiischen Archipel vor. Vielfach sind es allerdings nur die Gattungen, nicht die einzelnen Arten, die man in so entfernten Gegenden wiederfindet. Aber trotzdem bleibt die Ähnlichkeit der Süßwasserfaunen eine ganz überraschende. Der Grund dafür ist von zweierlei Art. Erstens haben, wie schon früher erörtert wurde, die wirbellosen Süßwassertiere im weitgehendsten Maße Dauerzustände hervorgebracht, welche zur Verschleppung durch den Wind oder durch Wasservögel geeignet sind. Zweitens haben die Süßgewässer im allgemeinen nur eine verhältnismäßig geringe Lebensdauer. Dabei ist nicht an die periodische vollständige oder teilweise Eintrocknung kleinerer Gewässer, wie Tümpel und Teiche, gedacht, sondern an ihre allmähliche vollständige Beseitigung im Laufe der Erdgeschichte. Seen werden durch die Absatzstoffe der Flüsse nach und nach ausgefüllt. Auf Grund von Beobachtungen am Rhein hat man z. B. ausgerechnet, daß der Bodensee in 12500 Jahren vollständig mit Sinkstoffen ausgefüllt sein wird. Viele Teiche und Seen „verlanden" durch langsames Hineinwuchern des Pflanzenwuchses von den Ufern her, andere trocknen infolge ungünstiger klimatischer Bedingungen allmählich ein. Mit solchen Gewässern geht dann natürlich auch ihre Tierwelt zugrunde, abgesehen von den Keimen, die sich in benachbarte Gewässer hinüberretten. Neue Wasseransammlungen werden sich im Anschluß an mancherlei geologische Begebenheiten bilden. Diese werden sich auf Grund der angedeuteten Verbreitungsmittel der Süßwassertiere bald bevölkern. Aber es wird sich im Durchschnitt immer nur um solche Tiere dabei handeln, die sich verhältnismäßig leicht verbreiten, also um solche, die schon eine größere Verbreitung haben. Dadurch,

daß auf diese Weise die Tierbevölkerung immer wieder auf andere Gewässer „übergeimpft" wird, ist aber die scheinbar so gute Isolierung der Gewässer tatsächlich aufgehoben.

Von der Regel, daß die Süßgewässer eine sehr ähnliche Bevölkerung aufweisen, machen nun aber einige Seen eine auffällige Ausnahme, und zwar sind es ausnahmslos Wasserbecken von großer Ausdehnung, großer Tiefe und hohem Alter. Eines der merkwürdigsten ist der 35000 qkm große und über 1500 m tiefe Baikalsee. Eins seiner auffallendsten Merkmale ist das Vorkommen mariner Tierformen. Außer einer Seehundsart, dem sibirischen Seehund (Phoca sibirica), findet sich ein Schwamm (Lubomirskia), der außerdem im Beringsmeer lebt; es finden sich zwei vielborstige Röhrenwürmer, wie sie sonst nur im Meere vorkommen, noch dazu einer Gattung angehörend (Dybowscella), die dem Baikalsee eigentümlich ist usw. Man ist dadurch auf die Vermutung gekommen, daß der Baikalsee ein Teil eines früher größeren Meeresbeckens sei, der nur nach seiner Absonderung „ausgesüßt" wurde. Da jedoch alle Ablagerungen in seiner Umgebung Süßwasserbildungen sind, so hat man diesen Gedanken aufgeben müssen, und es bleibt nur noch übrig, die genannten Tiere als Überbleibsel der uralten Einwanderer aufzufassen, die auf unbekannten Wegen — wohl durch Flüsse — in den See eindrangen, wobei zu bedenken ist, daß alle Besiedlung des Süßwassers ja ursprünglich vom Meere her erfolgt sein muß. Der Baikalsee gibt seine langdauernde Isolierung von anderen Gewässern aber nicht nur in dem Teil seiner Tierwelt zu erkennen, die ihren ursprünglichen marinen Charakter noch bewahrt hat, sondern auch in den stärker an das Süßwasser angepaßten Formen. So werden von den 79 Arten von Strudelwürmern, welche er beherbergt, 65 Arten nur hier gefunden. Von 18 wenigborstigen Ringelwurmarten sind 10 endemisch, von 33 Schneckenarten gar 32! Ganz überraschend ist der Reichtum an Flohkrebsen, von denen sich über 300 Arten finden, die zum Teil endemischen Gattungen angehören. Selbst die beweglicheren Fische sind zu 35% endemisch. So bietet der Baikalsee in der Tat eines der merkwürdigsten Beispiele für die Wirkung der langdauernden Isolierung einer Süßwasserfauna.

Ähnlich dem Baikalsee verhält sich noch eine ganze Reihe anderer Süßwasserbecken, von denen hier aber nur der Tanganjikasee noch erwähnt werden soll. Da er weit offener liegt als der von Gebirgen eingeschlossene Baikalsee, und da sich in seiner Umgebung noch andere große Seen finden, so ist es begreiflich, daß man in ihm auch manche kosmopolitische Tierart findet, z. B. unser heimisches Federbuschmoostierchen (Plumatella repens) und eine Anzahl weitverbreiteter Rädertiere. Daß er außerdem aber auch noch eine ganz eigenartige Tierwelt enthält, ergibt sich schon aus der Tatsache, daß von 402 Arten tierischer Bewohner nicht weniger als 293 diesem See eigentümlich sind. Unter diesen endemischen Formen erwecken nun wieder, wie beim Baikalsee, diejenigen ein besonderes Interesse, die einen „marinen Charakter" haben. Vor allem sind es gewisse Gehäuseschnecken, die sich allerdings vor den zahlreichen „modernen" Süßwasserschnecken der oberen Wasserschichten — Tellerschnecken (Planorbis), Schlammschnecken (Limnaea) usw. — in die Tiefe des Sees zurückgezogen haben. Sie machen auf den ersten Blick in der Form und Beschaffenheit ihres Gehäuses durchaus den Eindruck von Meerestieren und ähneln insbesondere zum Teil fossilen Süßwasser-

formen aus der unteren und mittleren Kreide Europas und Amerikas, während die Schnecken der heutigen oſt- und weſtafrikaniſchen Meeresgebiete mit ihnen weit weniger Ähnlichkeit zeigen. Es liegt deshalb nahe, dieſe Tanganjikaſchnecken als Nachkommen einer in der Kreidezeit über das heutige Afrika, Europa und Amerika verbreiteten Süßwaſſerſchneckenfauna anzuſehen, die damals erſt wenig von der marinen Fauna abwich und ſich am Grunde des Tanganjikaſees in wenig oder gar nicht veränderter Geſtalt erhalten hat. Aber auch, wenn dieſe Auffaſſung noch nicht ganz das Richtige treffen ſollte, hat ſich doch jedenfalls auch der Tanganjika als ein Waſſerbecken erwieſen, deſſen Fauna in auffälligſter Weiſe die Wirkung der räumlichen Sonderung erkennen läßt.

Madagaskar. Nach dieſen Betrachtungen über die Wirkung der Iſolierung auf die Waſſerorganismen wenden wir uns wieder zu der Lebewelt des feſten Landes, um die erklärende Kraft der Lehre von der Iſolierung auch noch an größeren Gebieten zu erproben. Als erſtes ſei Madagaskar betrachtet. Die Nachbarſchaft Afrikas könnte dazu verleiten, die Inſel einfach als einen abgelöſten Teil dieſes Erdteils zu betrachten und eine Übereinſtimmung ſeiner Fauna und Flora mit der afrikaniſchen zu vermuten. Aber genauere Prüfung lehrt, wie wenig ſolche Vermutungen, die ſich lediglich auf das Kartenbild ſtützen, gerechtfertigt ſind. Betrachten wir zunächſt die Tierwelt, ſo iſt das erſte, was man feſtſtellen muß, das Fehlen aller Affen, die doch auf dem afrikaniſchen Feſtlande eine ſo wichtige Rolle ſpielen, ſowie der großen afrikaniſchen Raubtiere. Statt der Affen finden wir dagegen die Halbaffen in reichſter Entwicklung. Dieſe Säugetierordnung, die außer auf Madagaskar nur in Afrika und Südaſien auftritt, erinnert durch mancherlei, mit dem Baumleben zuſammenhängende Äußerlichkeiten an die Affen, ohne aber im übrigen zu ihnen eine nennenswerte Verwandtſchaft zu zeigen. Eine der Unterfamilien dieſer Ordnung, die Lemurinae, iſt nun ganz madagaſſiſch und macht mit ihren etwa 50 Arten (in 12 Gattungen) etwa die Hälfte der Säugetierfauna der Inſel aus; am bekannteſten ſind die der Gattung Lemur angehörigen Makis oder Fuchsaffen (Tafel XVIII). Zu den übrigen endemiſchen Halbaffen Madagaskars gehört auch das merkwürdige Fingertier oder der Aye-Aye (Chiromys) (Tafel XVIII). Die Inſektenfreſſer beſitzen auf dieſer Inſel ebenfalls eine beſondere Familie, die der Centetiden, mit 7 Gattungen und 18 Arten. Ihre Lebensweiſe iſt ganz verſchiedenartig. Während der mit biegſamen Stacheln, Borſten und Haaren bekleidete Tanrek (Centetes ecaudatus) igelartig lebt (Tafel XVIII), erinnern andere an Spitzmäuſe, noch andere graben nach Art der Maulwürfe oder haben ſich gar durch einen Ruderſchwanz dem Waſſerleben angepaßt.

Auch die Vogelwelt iſt höchſt eigenartig. Am bekannteſten ſind wohl die madagaſſiſchen Rieſenvögel (Aepyornis), die freilich auch ausgeſtorben ſind, und die trotz ihres ſtraußähnlichen Baues dennoch mit dem afrikaniſchen Strauß in keinerlei näherer Verwandtſchaft ſtanden. Von Reptilien mögen die Chamäleons erwähnt werden, die nirgends in ſo großer Artenzahl auftreten wie auf Madagaskar. Es würde zu weit führen, das ganze Tierreich durchzugehen, das in allen ſeinen Abteilungen, welche Landtiere aufweiſen, auch bemerkenswerte madagaſſiſche Formen beſitzt. Nur eine Gruppe ſei noch kurz erwähnt, nämlich die Regenwürmer. Dieſe Tiergruppe verfügt, wenigſtens ſoweit es ſich um echte Erdwürmer handelt, nur

Wüstentiere.

1. Heuschrecke (Pamphagus marmoratus). 2. Skink. 3. und 4. Springmäuse (Dipus aegypticus). 5. Zwei Wüstenfüchse (Fenneks Canis zerdo), der eine mit einem geraubten Steppenhuhn flüchtend. 6. Steppenhühner (Syrrhaptes paradoxus).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

über eine geringe Verbreitungsfähigkeit, und es ist deshalb von vornherein anzunehmen, daß eine seit langem isolierte Insel wie Madagaskar auch auf diesem Gebiete Eigenes hervorgebracht hat. In der Tat gehören denn auch die Regenwürmer Madagaskars in ihrer Hauptmasse einer nur hier vorkommenden Gattung (Kynotus) mit etwa 10 Arten an.

Der eigenartigen Tierwelt entspricht im wesentlichen auch die Pflanzenwelt, obwohl die Verbreitungsmittel der Pflanzen ja vielfach bedeutend weiter reichen als die der Tiere. Jedenfalls sind auf Madagaskar wohl fast $^2/_3$ aller Pflanzen endemisch. Man zählt allein über 100 endemische Gattungen. Die Flora weist ebenso wie die Fauna manche Bestandteile auf, welche statt zum nahen Afrika vielmehr nach Südasien hinüberweisen. So ist z. B. die Gattung Cycas, die in Afrika nicht vorkommt, auf Madagaskar vertreten, ebenso der merkwürdige Kannenstrauch (Nepenthes), der uns als Tierfänger noch beschäftigen wird, und der in Afrika ebenfalls fehlt.

Versuchen wir nach diesem kurzen Überblick über die Organismenwelt Madagaskars uns eine Vorstellung von den historischen Bedingungen ihres Zustandekommens zu machen, so ergibt sich etwa das Folgende. Madagaskar muß schon sehr lange von Afrika getrennt sein. Darauf deutet, trotz afrikanischer Bestandteile, die eigenartige Entwicklung der Flora und Fauna. Andererseits wird Madagaskar aber auch einst mit Indien verbunden gewesen sein. Das beweisen zahlreiche Beziehungen seiner Lebewelt zu Südasien, wobei mehrere von uns nicht weiter berücksichtigte Inselgruppen — Komoren, Maskarenen, Seychellen — Vermittlungsglieder darstellen. Es besteht deshalb schon seit langem die Vorstellung, daß sich von Madagaskar bis Indien dereinst ein jetzt im wesentlichen versunkener Kontinent erstreckte, dem man nach einem charakteristischen Bestandteile seiner Tierwelt den Namen „Lemurien" gegeben hat.

Australien. Eine ganz hervorragende Stelle unter den durch eigenartige Flora und Fauna ausgezeichneten Gebieten nimmt Australien ein. Wenn wir zunächst mit der Pflanzenwelt beginnen, so wäre hervorzuheben, daß eine ganze Reihe von sonst weitverbreiteten Pflanzenfamilien oder von Unterfamilien in Australien fehlt. Als bekanntere Beispiele seien genannt: die Schachtelhalme, die Bambusgräser, die Heidekrautgewächse und die Schiefblätter (Begonien). Von Pflanzenformen, welche für Australien charakteristisch sind, seien zuerst die berühmten, bis zu 150 m hohen Eukalyptusbäume erwähnt. Sie gehören zu der Familie der Myrtengewächse, welche in Australien auch noch durch eine Reihe weiterer merkwürdiger Formen reichlich vertreten ist. Von der „Profilstellung" der Eukalyptusblätter und ihrer Bedeutung als Wassersparmittel war schon früher die Rede. Die sprichwörtliche „Schattenlosigkeit" so vieler australischer Wälder hängt damit zusammen. Merkwürdig ist nun, daß in der artenreichen Gattung der Akazien (Abb. 266) in Australien — und zwar nur hier! — eine Blattbildung (Phyllodien) vorkommt, die, wie wir schon früher sahen, durch Verbreitung des Blattstiels und Verkümmerung der Blattspreite zustande kommt, und die ebenfalls „Profilstellung" besitzt. Diese „Phyllodien" tragenden Akazien bilden einen charakteristischen Bestandteil der süd- und westaustralischen Gebüschformation, die man als „Skrub" bezeichnet. Hier spielen auch die Kasuarina-Arten eine wichtige Rolle, merk-

Abb. 266. Westaustralische Akazien. a Acacia armata, b A. marginata, c A. decipiens, d A. alata.

würdige, infolge der quirlig gestellten winzigen Blätter an die Schachtelhalme erinnernde Bäume. Die Kasuarinen sind die einzige Gattung der Familie der Kasuarinengewächse und kommen in etwa 25 Arten ganz überwiegend in Australien und Neukaledonien vor. Nur einzelne Arten finden sich außerdem im Malaiischen Archipel. Ihrer Organisation nach gehören sie zu den tiefststehenden, bedecktsamigen Blütenpflanzen.

Sehr charakteristisch für Australien ist auch die Familie der meist strauchartigen Proteusgewächse (Proteazeen), von der sich auf dem Kontinent Australiens 720 Arten finden. Sie verdanken ihren Namen dem proteusartigen Wechsel der Blattform und des Blütenbaues bei den verschiedenen Arten. Die übrigen Arten der Familie sind wie folgt verteilt: 27 in Neukaledonien, 25 in Südostasien, 2 in Madagaskar, 262 in Kapland, 36 in Südamerika. Es handelt sich also um eine weitverbreitete Familie, die aber in Australien den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Dann seien schließlich noch die den Liliengewächsen verwandten Grasbäume (Xantorrhoea) erwähnt, mit ihren schmalen Blättern, die in dichtem Büschel dem oberen Ende eines kahlen Stammes entspringen, auffallende Charakterpflanzen Australiens.

Auch in der Tierwelt Australiens ist zunächst wieder das Fehlen ganzer großer Gruppen festzustellen. Vor allem betrifft das die Säugetiere, die in Australien

fast nur durch Beuteltiere vertreten sind. Von Raubtieren ist nur ein wilder Hund, der Dingo, vorhanden, den man früher für einen verwilderten europäischen Haushund hielt, dessen fossile Reste aber seinen eingeborenen Charakter erwiesen haben. Von Nagetieren finden sich einige wenige Vertreter der Mäusefamilie. Affen und Insektenfresser fehlen völlig. Dagegen kommen Fledermäuse und fliegende Hunde vor, deren Verwandtschaft mit asiatischen Gattungen Einwanderung vermuten läßt. Auch von den anderen Nichtbeuteltieren ist es übrigens wahrscheinlich, daß sie erst am Ende der Tertiärzeit eingewandert sind, als die Beuteltiere bereits ihren heutigen Formenreichtum entwickelt hatten.

Die Beuteltiere (Marsupialia), deren merkwürdige Brutpflege uns schon bei unseren Betrachtungen über die Fortpflanzung im Tierreich beschäftigte, sind heute ganz auf Australien nebst Nachbargebieten, sowie Amerika beschränkt. Während aber in Amerika, besonders Südamerika, nur eine einzige Gruppe von Beuteltieren, die Beutelratten, vorkommt, ist die Beuteltierfauna Australiens von größter Mannigfaltigkeit. Fossile Reste lassen darauf schließen, daß diese Säugetiergruppe, die sich an gewissen Skelettmerkmalen, z. B. den zur Stütze des Brutbeutels dienenden Beutelknochen, gut erkennen läßt, in der Kreidezeit und im Tertiär über die ganze Erde verbreitet war, daß sie aber im Tertiär von den sich entfaltenden höheren Säugetieren verdrängt wurde. Nur in Amerika und Australien haben sich Beuteltiere erhalten, in Australien offenbar deshalb und in besonders reicher Ausbildung, weil es hier zu keiner Ausbildung höherer Säugetiere kam, und weil auch infolge frühzeitiger Absonderung des Erdteils von anderen Gebieten keine nennenswerte Einwanderung höherer Formen erfolgte. Dieser fehlende Wettbewerb fortschrittlicher Säugetierformen hat es dann weiterhin den australischen Beuteltieren ermöglicht, sich in ähnlicher Weise den verschiedenen Existenzbedingungen anzupassen, wie wir das in anderen Gebieten bei den höheren Säugetieren beobachten. Es lassen sich infolgedessen unter den Beuteltieren geradezu Parallelgruppen zu manchen höheren Säugetierordnungen, wie Raubtieren, Insektenfressern, Nagetieren, Huftieren, unterscheiden. Unter den Raubbeuteltieren kennt man Beutelwölfe, Beutelbären, Beuteldachse, Beutelmarder u. a. An unseren Maulwurf erinnert der in den Sandwüsten Australiens lebende Beutelmaulwurf, den echten Springmäusen ähneln die Beutelspringmäuse, an den südamerikanischen Ameisenbären gemahnt der Färbung und der Ernährung nach der Ameisenbeutler. Außerdem gibt es kletternde Beuteleichhörnchen und Beutelmäuse, beide Formen allerdings mit einer merkwürdigen Zutat, die unseren Eichhörnchen und Mäusen fehlt, nämlich einer beim Sprunge fallschirmartig wirkenden, zwischen Vorder- und Hinterbeinen ausgespannten „Flughaut". Und endlich sind die huftierartigen Känguruhs, zu der Gruppe der Springbeutler gehörend, zu nennen, diese aus unseren zoologischen Gärten so wohlbekannten Tiere.

So merkwürdig und altertümlich uns auch die Beuteltiere anmuten, weit übertroffen werden sie an Wunderlichkeit von den Kloakentieren oder Monotremen, deren beide Gattungen (Tafel XIX) — Schnabeltier (Ornithorhynchus) und Schnabeligel (Echidna) — ihre Namen den Hornscheiden verdanken, von denen ihre verlängerten, zahnlosen Kiefer bedeckt sind, und welche an die Vogelschnabelbildung erinnern. Daß die Zahnlosigkeit eine spät erworbene Eigentümlichkeit ist, geht

daraus hervor, daß junge Schnabeltiere noch echte Zähne besitzen, die später durch Hornplatten ersetzt werden, und daß Schnabeligelembryonen wenigstens noch Anlagen von Zähnen aufweisen. Das Merkwürdigste an den Kloakentieren aber ist ihre Fortpflanzung. Es war eine der denkwürdigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Säugetierkunde, als im Jahre 1884 Haacke und Caldwell gleichzeitig fanden, daß diese Tiere Eier legen, die freilich weichhäutig sind, aber durch ihren Dotterreichtum und ihre Größe — 1 bis $1^1/_3$ cm Länge — an Vogeleier erinnern. Auch gewisse Skelettmerkmale sowie die Ausbildung des weiblichen Geschlechtsapparates gemahnen an Eigenschaften der Vögel, während das Haarkleid, die Ausbildung von Milchdrüsen, der Schädelbau und anderes die Kloakentiere zu Säugetieren stempeln. Das Vorhandensein von Beutelknochen läßt überdies deutlich eine gewisse Verwandtschaft mit den Beuteltieren erkennen. Beim Schnabeligelweibchen bildet sich zur Fortpflanzungszeit sogar eine Art Brutbeutel aus, in welchem das Ei untergebracht wird. Den mit breitem Entenschnabel versehenen Ornithorhynchen aber fehlt der Brutbeutel, so daß diese — übrigens dem Wasserleben angepaßten — Tiere die Eier in ihren unterirdischen Wohnhöhlen unterbringen. Während die Beuteltiere auch in Südamerika einige wenige Vertreter besitzen, im Tertiär sogar weit verbreitet, z. B. auch in Europa beheimatet waren, sind Monotremen bisher nur in Australien, Tasmanien und Neuguinea gefunden, und zwar auch im australischen Diluvium. Sie sind also ein ausschließlicher Besitz dieses kleinsten, aber altertümlichsten Erdteils.

Abb. 267. Australischer Strauß oder Emu mit Jungen.

Die Vogelwelt ist in Australien sowie seinen Nachbargebieten Neuguinea, Neuseeland und Polynesien ungemein reich entwickelt, natürlich auch in Gestalt einer langen Reihe endemischer Formen. Nicht weniger als 11 Vogelfamilien sind dem Gesamtgebiete eigentümlich, höchstens mit der Einschränkung, daß einige wenige Arten die Gebietsgrenzen überschreiten. Genannt seien nur die Paradiesvögel, Honigsauger, Kakadus, Kasuare, sowie die Großfußhühner mit ihrer merkwürdigen Gewohnheit, die Eier mittels der Gärungswärme von Laubhaufen auszubrüten.

Auf der anderen Seite stellen wir auch hier wieder das Fehlen mehrerer, sonst weitverbreiteter Gruppen fest, wie der Geier, der Spechte und der echten Finken. Von charakteristischen Gattungen oder Arten seien zunächst die auf dem australischen Festlande lebenden Laubenvögel (Chlamydera) genannt, welche die später noch zu erwähnenden Spielnester bauen, sodann die größten Sperlingsvögel, die Leierschwänze (Manura), mit ihrem prachtvollen, leierförmigen Schweife. Auch besitzt Australien eine nur ihm eigentümliche Straußenart (Abb. 267), den Emu (Dromaeus). Die Paradiesvögel entwickeln sich zu vollster Pracht auf Neuguinea, finden sich aber auch schon auf dem australischen Festlande. Der Emu fehlt auf dieser Insel, dagegen finden wir hier die mit Helmaufsatz auf dem Kopfe versehenen Kasuare (Casuarius). Auch Neuseeland hat eine ganze Anzahl eigen-

Abb. 268. Australischer Schnepfenstrauß.

artiger Formen hervorgebracht. Genannt seien der Predigervogel (Prosthemadera), so benannt wegen seiner volltönenden Stimme, der Eulenpapagei (Stringops), der, seiner nächtlichen Lebensweise entsprechend, ein ganz eulenartiges Gefieder besitzt. Die merkwürdigsten Vögel Neuseelands aber sind wohl die Kiwis oder Schnepfenstraußе (Apteryx, Abb. 268), bei denen Flügel und Schwanz ganz verkümmert sind. Sie halten sich bei Tage in Verstecken auf, um des Nachts mit ihrem langen Schnepfenschnabel auf Nahrungssuche auszugehen. Die riesigen Moastraußе (Dinornis), die eine Höhe von 3 m erreichten, wurden von den Eingeborenen, deren Heldengesänge von Kämpfen mit diesen Riesenvögeln berichten, ausgerottet.

Nach dieser Abschweifung auf das australische Gebiet im weiteren Sinne kehren wir noch einmal zum Festlande zurück, dessen Tierwelt auch sonst noch viel Bemerkenswertes bietet. Des beschränkten Raumes wegen soll aber nur noch eine eigenartige Tierform erwähnt werden, nämlich der australische Lungenfisch (Ceratodus). Dieser Süßwasserfisch (Abb. 269) vergräbt sich in der trockenen Jahreszeit

Abb. 269. Der australische Lungenfisch (Ceratodus Forsteri), eine uralte Tierform.

in den Schlamm, um beim vorübergehenden Austrocknen des Gewässers durch seine als Lunge ausgebildete Schwimmblase zu atmen. Seine Entdeckung im Jahre 1870 erregte besonderes Aufsehen, weil seine Zähne in hohem Grade mit Zahnplatten übereinstimmen, die man schon lange aus der Trias- und Jurazeit kannte und für Haifischzähne gehalten hatte. Offenbar ist also auch diese interessante Fischgattung eine erdgeschichtlich sehr alte Form und reiht sich würdig den Beutel- und Kloakentieren dieses Landes an, das man mit Recht das „Land der lebenden Fossilien" genannt hat.

Südamerika. Wenn wir jetzt an die Betrachtung Australiens, das sich als ein so hervorragendes Beispiel eigenartiger, durch Isolierung bedingter Entwicklung erwiesen hat, Südamerika anreihen, so erscheint das auf den ersten Blick verwunderlich, denn Südamerika steht in Verbindung mit Nordamerika, und Nordamerika hat durch die Inselketten des Beringmeeres gute Beziehungen zu Asien. Immerhin ist zu bedenken, daß Südamerika nach Osten und Westen durch die beiden Ozeane trefflich abgesondert ist. Außerdem aber hat, wie wir früher sahen, die Untersuchung der marinen Tierwelt zu beiden Seiten des Isthmus von Panama gelehrt, daß hier, zum mindesten im mittleren Tertiär, die Landbrücke zwischen Nord und Süd gefehlt hat, daß also Südamerika in einem für die Entwicklung seiner Lebewelt sehr wichtigen Zeitraum tatsächlich auch vom Norden abgesondert war. Das geht auch daraus hervor, daß unter den sehr reichen fossilen Funden im Tertiär Südamerikas die Raubtiere fehlen, und zwar nicht nur die heutigen Raubtiere, sondern auch ihre Vorfahren aus der Ordnung der Creodontia. Es fehlen ferner alle Huftiere, also auch die heute in Südamerika vorhandenen Tapire, Hirsche, Schweine

und Lamas. Dagegen sind Reste aller dieser Gruppen in etwa gleichaltrigen Schichten Nordamerikas, zum Teil auch Europas, vorhanden. Es kann danach keinem Zweifel unterliegen, daß die genannten Tiergruppen nicht in Südamerika entstanden, sondern erst später von Nordamerika nach Südamerika eingewandert sind. Auch über den Zeitpunkt der Verbindung beider Kontinenthälften miteinander gibt die Paläontologie Aufschluß. Man findet nämlich im späten nordamerikanischen Tertiär Reste großer Erdfaultiere, welche aus älteren Schichten nur aus Südamerika bekannt sind. Sie müssen also, umgekehrt wie die jetzigen Raub- und Huftiere Südamerikas, von Süden eingewandert sein, und es folgt daraus, daß damals die Landbrücke schon vorhanden war. Zu den Huftieren, welche nach Herstellung der Landbrücke nach Süden wanderten, haben übrigens auch die Pferde gehört, von denen man im späteren südamerikanischen Tertiär Reste gefunden hat, wie überhaupt damals Südamerika eine außerordentlich reiche Huftierfauna hatte, die später zum größten Teile ausstarb, so daß z. B. alle heutigen Pferde durch den Menschen eingeführt sind. Somit ergibt sich, daß die räumliche Isolierung Südamerikas während des mittleren Tertiärs in der Tat eine sehr deutliche Wirkung auf seine Tierwelt hatte, insofern sie die Entwicklung eigener Tierformen und Tiergruppen begünstigte, die Zuwanderung dagegen auf eine spätere Zeit verschob. Wenn wir deshalb heute in der Flora und Fauna Südamerikas endemische Gruppen finden, wenn auch vielfach unscharf gegen Nordamerika abgegrenzt, so werden wir diese Sonderentwicklung mit Recht auf Rechnung der Isolierung setzen, wobei natürlich die Isolierung nach Osten und Westen der Hauptfaktor gewesen ist, ohne daß aber die Isolierung nach Norden etwa zu unterschätzen wäre.

Betrachten wir die heutige Tierwelt Südamerikas, so ist das Bild ja nun etwas anders, als die vorhin erwähnten fossilen Funde es für das Tertiär gestalten. Einmal fehlen die Huftiere heute nicht mehr, andererseits sind aber auch manche zugewandert gewesenen, wie die Pferde, bereits wieder ausgestorben. Aber trotz der durch den Isthmus von Panama geschaffenen Zu- und Abwanderungsmöglichkeit ist auch heute noch die Fauna eine sehr eigenartige. Vorausgeschickt sei, daß von den Säugetiergattungen des Gebietes nicht weniger als $^4/_5$, von den Landvogelarten $^5/_6$ endemisch sind, und daß von 170 Wirbeltierfamilien 45 nur hier vorkommen, ein Verhältnis, dessen Bedeutung besonders klar wird, wenn man weiß, daß auf dem Kontinente Europa-Asien von 136 Wirbeltierfamilien nur 3 diesem Gebiete eigentümlich sind. Unter den Säugetieren sind als rein südamerikanische Formengruppe die breitnasigen Affen (Platyrrhini) zu nennen (Tafel XV), die den altweltlichen Schmalnasen (Catarrhini) als ganz besonderer Zweig der Affen gegenüberstehen. Viele von ihnen sind bekanntlich mit dem merkwürdigen Roll- oder Greifschwanz ausgerüstet. Auch von der Ordnung der Flattertiere ist eine Familie, nämlich die der Blattnasen (Phylloſtomatiden) fast ganz auf Südamerika beschränkt. Indem wir zur Vereinfachung unserer Aufzählung die hier sehr reich entwickelte Nagetiergruppe übergehen, kommen wir zu Huftieren, von denen wir schon hörten, daß sie vorübergehend eine sehr viel stärkere Entwicklung zeigten. Aber auch heute noch weist Südamerika auf diesem Gebiete besondere Formen auf, wie die Lamas, Guanakos und Pekaris. Dagegen fehlt es an Tieren, die mit den altweltlichen Elefanten und Nashörnern zu vergleichen wären. Auch die Raubtiere sind von

denen der Alten Welt verschieden, wenn auch die Familien — Katzen, Hunde, Marder, Bären — die gleichen sind. Die Namen Jaguar, Puma, Tigerkatze, Waschbär, Nasenbär, Wickelbär, Stinktier müssen uns hier genügen, um das Gesagte anzudeuten.

Unter den niederen Säugetieren finden wir wieder ganz absonderliche Formen, die offenbar in Südamerika ihr Entstehungsgebiet haben, nämlich die Gürteltiere (Abb. 263), Ameisenfresser (Abb. 262) und Faultiere (Abb. 270). Vor noch nicht sehr langer Zeit faßte man sie mit den altweltlichen Schuppentieren

Abb. 270. Dreizehiges Faultier (Bradypus tridactylus).

und Erdferkeln zu einer Ordnung der Zahnarmen (Edentata) zusammen. Genauere Untersuchung hat aber gelehrt, daß die genannten südamerikanischen Formen eine ganz eigenartige Säugetierordnung bilden, die man heute als die der „Nebengelenker" (Xenarthra) bezeichnet. An den letzten Brustwirbeln sowie den Lendenwirbeln besitzen sie nämlich sogenannte „Nebengelenke", die den sämtlichen übrigen Säugetieren unserer Zeit fehlen. Auf den ersten Blick mag ja nun ein derartiges Merkmal, das sich mit der heutigen Lebensweise der Tiere in keinerlei Zusammenhang bringen läßt, unwesentlich erscheinen. Man hat jedoch gefunden, daß gerade alte „morphologische" Merkmale oft treffliche Beweismittel für Verwandtschaft sind, im Gegensatz zu den unter dem Einflusse der Umwelt entstandenen Anpassungsmerkmalen, die uns so oft durch ähnliche Gestaltung eines Organs infolge gleicher Funktion eine Gleichheit vortäuschen, wo nur äußere Ähnlichkeit vorhanden ist. Was nun die Nebengelenke betrifft, so findet man sie freilich unter den heutigen Säugetieren nur bei den drei in Rede stehenden südamerikanischen Gruppen. Aber im Tertiär hat Südamerika eine Fülle von Tieren gleichartigen Baues hervor-

Madagaskartiere.
1 Borstenigel oder Tanrek (Centetes ecaudatus). 2 Zwergmaki (Chirogaleus furcifer).
3 Fingertier (Chiromys madagascariensis).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

gebracht, die vor allem auch dadurch von Interesse sind, daß sie die auf verschiedener Lebensweise beruhenden, tiefgreifenden Unterschiede der Anpassungscharaktere überbrücken. Und des weiteren überrascht uns Südamerika im späten Tertiär und im Diluvium durch Riesenformen von mehr als 2 m Länge, Formen, die sich freilich durch Wanderung damals zum Teil bis nach Nordamerika verbreitet hatten. Die heutigen Vertreter der Ordnung erscheinen demgegenüber als kümmerliche Überreste eines in der Tertiärzeit zu hoher Blüte entwickelten Säugetierzweiges. Dadurch erinnert das Schicksal dieser Gruppe an das erdgeschichtliche Verhalten der Beuteltiere, von dem schon bei Besprechung Australiens die Rede war. Aber, während die Beuteltiere einst auf der ganzen Erde herrschten, scheinen die Nebengelenker ganz auf Amerika beschränkt geblieben zu sein, weil ihr Entstehungsgebiet in dem nach Osten und Westen streng isolierten Südamerika lag. Was nun endlich die Beuteltiere betrifft, so wurde schon früher erwähnt, daß Amerika, insbesondere Südamerika, auch Zufluchtsort für eine Familie dieser niederen Säugetiergruppe geworden ist, nämlich für die Beutelratten.

Abb. 271. Der südamerikanische „Schuppenmolch" (Lepidosirea paradoxus) im Sommerschlaf.

Die sonstige Tierwelt Südamerikas mag kürzer abgetan werden. Einen ganz ungeheuren Reichtum weisen die Vögel auf. An Gruppen, welche Südamerika eigentümlich sind, seien als Beispiele genannt: die durch ihren gewaltigen Schnabel ausgezeichneten Tukane oder Pfefferfresser (Rhamphastiden); die Kondore (Sarkorhamphiden), ein Geiertypus ganz besonderer Art; die Hokkohühner (Kraxiden); die Tyrannen (Tyranniden), eine rein amerikanische Familie der Sperlingsvögel, mit etwa 400 Arten, und der dreizehige Strauß oder Nandu (Rhea); sodann die auch in Nordamerika vertretenen Kolibris und unter den Papageien die Aras, die Keilschwänze und der Amazonenpapagei. Von Fischen seien hervorgehoben: der Zitteraal (Gymnotus) und ein Lungenfisch, der Schuppenmolchfisch (Lepidosiren), der eine entsprechende Lebensweise hat wie der Ceratodus Australiens (Abb. 271). Auch unter den wirbellosen Tieren, von denen die Insekten durch ihren Reichtum an Formen auffallen, wäre noch mancher tiergeographisch bemerkenswerte Fund zu nennen, wenn der knappe Raum nicht zur Beschränkung zwingen würde. Auf die Regenwürmer wollen wir jedoch später noch zurückkommen.

Wenn wir nun noch einen Blick auf die **Pflanzenwelt** werfen, so können wir auf die Abgrenzung Südamerikas durch den ehemaligen Panamaeinschnitt nur geringeren Wert legen als bei Betrachtung der Tierwelt, denn viele Pflanzengruppen greifen, fast mehr noch als die Tierwelt, nach Norden oder Süden über. Seine geographische Isoliertheit beweist Amerika jedoch — trotz der Inselbrücke des Beringsmeeres — durch 33 Pflanzenfamilien, welche ganz auf Amerika beschränkt sind. Da nur bei eingehender Kenntnis tropischer Pflanzenfamilien eine Aufzählung Wert hätte, beschränken wir uns darauf, 3 dieser Familien namhaft zu machen, die auch dem Laien in einzelnen Vertretern bekannt sein können. Die eine ist die kleine Familie der **Kapuzinerkressengewächse** (Tropaeolaceen), die, aus einer einzigen Gattung bestehend, in etwa 50 Arten ganz auf Südamerika, und zwar hauptsächlich auf die Anden beschränkt ist. Eine dieser Arten (Tropaeolum majus) wird bei uns häufig als Zierpflanze benutzt. Ebenfalls als Zierpflanze wird das westindische Blumenrohr (Canna indica) bekannt sein, eine der 25 Arten der Familie

Abb. 272. Agave americana.

Abb. 273.
Euphorbia canariensis,
junges Exemplar.

der Blumenrohrgewächse (Kannazeen), die allesamt im wärmeren Amerika zu finden sind. Die dritte allgemeinbekannte Familie ist die der Ananasgewächse (Bromeliazeen). Auch sie ist vollständig amerikanisch und ihre etwa 1000 Arten in mehr als 40 Gattungen kommen fast alle im tropischen Gebiete vor. Der bekannteste Vertreter ist die allbekannte Ananaspflanze (Ananas sativus), die in Westindien und Mittelamerika heimisch ist. Die meisten Bromeliazeen finden sich in den tropischen Regenwäldern Südamerikas als Epiphyten, einige bewohnen die Bäume der Savannen oder lichte Waldungen, andere wieder wurzeln im Boden. Einige sind stattliche, bis zu 3 m hohe, fast baumartige Gewächse, andere niedrige Erdgewächse mit einer einzigen nestförmigen Blattrosette (Nidularium) oder ebensolche Epiphyten; noch andere treten als hängende Epiphyten auf, z. B. der wurzellose Greisenbart (Tillandsia), der die Bäume nach Art unserer Flechten überzieht und in 2—3 m langen Büscheln — den Bartflechten unserer Tannen ähnelnd — herabhängt (Abb. 239). Eine Anzahl schön blühender Arten sind ständige Gäste unserer Warmgewächshäuser. Die ganze Familie aber ist ein großartiges Beispiel für die Entwicklungskraft einer tropischen Pflanzenfamilie.

Abb. 274. Eine Passionsblume (Passiflora).

Nächst den Ananasgewächsen verdienen dann die Kaktusgewächse (Kaktazeen) als typische amerikanische Pflanzen Erwähnung, obwohl sie nicht mit in die erwähnten 33 endemischen Familien eingerechnet sind, da eine ihrer Gattungen, die wesentlich epiphytische Rhipsalis, auch in der alten Welt zu finden ist. Diese eine Ausnahme, die uns später noch beschäftigen wird, kann aber nicht hindern, die Kaktusgewächse den Ananasgewächsen an die Seite zu stellen. Sie

reichen mit etwa 1500 Arten von Patagonien bis Kanada und haben ihr Entwicklungszentrum in Mexiko, ebenso wie die artenreichen Agaven, eine Unterfamilie der Narzissengewächse (Abb. 272). Solcher Beispiele für artenreiche, rein amerikanische Gattungen oder Unterfamilien gibt es noch viele. So wachsen 40 Arten von Fieberrindenbäumen (Gattung: Cinchona, Familie: Rubiazeen) auf dem Ostabhange der Anden, etwa 20 Arten von Kakaobäumen (Theobroma) finden sich im tropischen Amerika. Fügen wir noch die Passionsblumen (Gattung: Passiflora, Abb. 274) mit über 300 Arten hinzu, die ihre Hauptverbreitung in Südamerika haben, freilich auch in geringerer Zahl in Asien, Australien, Polynesien und Madagaskar vorkommen, so dürfte ausreichend bewiesen sein, daß auch in floristischer Beziehung Amerika, bzw. Südamerika, den Charakter eines isolierten Gebietes mit eigenartiger Entwicklung seiner Bewohnerschaft erkennen läßt.

Abb. 275. Das Alpenschneehuhn.
Oben im Winterkleid, unten im Sommerkleid.

b) Übereinstimmung entfernter Gebiete in bezug auf Flora oder Fauna. Während wir bisher Beispiele für die selbständige Entwicklung der Flora und Fauna eines Gebietes zusammenstellten und dabei fanden, daß eine derartige Selbständigkeit durch Isolierung begünstigt wird, wollen wir nunmehr Fälle der entgegengesetzten Art kennenlernen. In der Tat überraschen uns häufig genug entfernte Lebensgebiete durch eine kleinere oder größere Zahl übereinstimmender Bewohner.

Alpine und Polargebiete. Eines der bekanntesten Beispiele bilden die Übereinstimmungen zwischen der polaren oder subpolaren und der alpinen Tier- und Pflanzenwelt. So erweist sich das nordische Schneehuhn als nächstverwandt mit dem Alpenschneehuhn, der Polarhase mit dem Alpenhasen, und diesen Beispielen reihen sich noch verschiedene andere an. Von Pflanzen seien das Silberblatt (Dryas octopetala) und die Zwergazalie (Loiseleuria procumbens) genannt. Zur Erklärung derartiger auffälliger Erscheinungen reicht es nicht aus, darauf hinzuweisen, daß offenbar die klimatischen Bedingungen des hohen Nordens und der alpinen Höhen ähnliche sind. Diese Bedingungen ermöglichen wohl den genannten Arten das Weiterbestehen, während sie in den Zwischengebieten wegen der abweichenden Verhältnisse, zum Teil auch

wohl wegen der Konkurrenz von Arten, die sich hier als die stärkeren erweisen, nicht Fuß zu fassen vermögen. Um aber ihre Herkunft zu erklären, müssen wir uns in die Zeit zurückversetzen, wo vom Norden her eine mächtige Eisdecke sich in unsere Ebenen vorschob, und wo gleichzeitig die Gletscher der Alpen weit über ihr heutiges

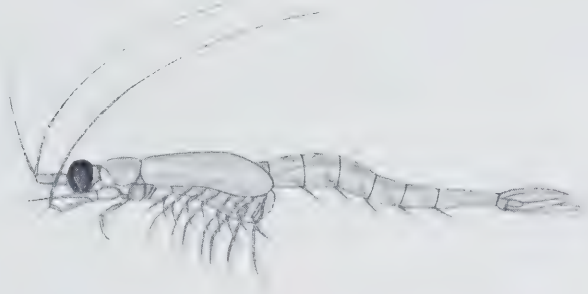


Abb. 276. Mysis relicta als Beispiel einer ursprünglich marinen Krebsart gewisser Süßwasserseen (Reliktenseen).

Gebiet hinausreichten. Während vorher in Europa unter anderm Mammutbäume (Sequoia), Sumpfzypressen (Taxodium) und Gingkos (Gingko biloba) wucherten, wurde diese wärmebedürftige Flora völlig vernichtet, so daß z. B. die Mammutbäume und Sumpfzypressen heute auf Amerika beschränkt sind, der Gingko auf Ostasien. Eine ärmliche Flora von kälteertragenden Pflanzen blieb übrig, und so wies jene „Diluvialflora" in unseren Gegenden, wie Moorfunde beweisen, nur niederes Gestrüpp der Moorbirke (Betula odorata), der Zwergbirke (Betula nana) und zahlreicher kriechender Weidenarten auf, belebt durch Steinbrech (Saxifraga oppositifolia), Bärentraube (Arctostaphylos uva ursi), Silberblatt, Zwergazalee, zahlreiche Laubmoosarten (Hypnum) und anderes. Und dazu kam eine entsprechende Tierwelt, gekennzeichnet durch Renntier, Moschusochse, Lemming, Eisfuchs, Schneehase, Schneehuhn usw. Als aber das nordische „Inlandeis" sowie die Alpengletscher nach mehrfachen Schwankungen sich endgültig zurückzogen und aus wärmer gebliebenen Nachbargebieten eine wärmeliebende Flora und Fauna herzudrängte, da haben sich offenbar die kältegewohnten Formen vor dieser Flut neuer Ankömmlinge nach Norden und ins Hochgebirge zurückgezogen. Hier und da konnten sich als sogenannte „Relikte" der Eiszeit auch im Zwischengebiete kleinere Reste solcher Arten erhalten. So ist es wohl zu deuten, wenn im Riesengebirge die erwähnte Steinbrechart, in einzelnen Mooren unserer Tiefebene die Zwergbirke vorkommt, und vieles andere mehr.

Reliktenformen. Der Ausdruck „Reliktenformen" wird heute in wesentlich verallgemeinertem Sinne gebraucht und spielt z. B. auch in der Gewässerkunde eine Rolle. Nicht selten kommt es vor, daß Meeresbuchten durch kontinentale Hebung oder durch Abdämmung zu geschlossenen Seen werden, welche dann durch Süßwasserzufluß allmählich „ausgesüßt" werden. Solche Reliktenseen sind die südschwedischen und finnischen Seen (Onega-See, Ladoga-See), sowie die russischen Steppenseen. Die bei einer solchen Abtrennung in den neugebildeten See eingeschlossenen Tierformen werden, soweit sie gegen die Aus-

Abb. 277. Peripatus capensis vom Kap der Guten Hoffnung, ein altertümlicher Gliederfüßer, mit nächsten Verwandten in Australien, Neuseeland und Südamerika.

süßung empfindlich sind, zugrunde gehen; es werden sich aber auch Arten finden, welche das nötige Anpassungsvermögen besitzen, um bestehen zu bleiben. Ein besonders bekanntes Beispiel dafür (Abb. 276) ist der Spaltfußkrebs Mysis relicta (= Mysis oculata var. relicta). Ursprünglich ein arktisches Meerestier, drang dieser Krebs am Ende der Eiszeit, als die Ostsee über Schweden in weiter Verbindung mit der Nordsee stand, und ihr östlicher Teil mit dem Weißen Meere zusammenhing, in jene erweiterte Ostsee, das Yoldia-Meer, ein. Als die Ostsee dann im Osten abgeschlossen und süßer wurde, erhielt er sich, wie auch noch eine Reihe anderer Tiere, nicht nur in der Ostsee, sondern auch in dem heute ganz ausgesüßten Mälar-See und in den Seen des baltischen Höhenrückens. Daß er in der Ostsee schließlich verschwand, mag mit einer späteren Steigerung des Salzgehaltes zusammenhängen.

Übereinstimmungen in der Lebewelt der südlichen Kontinente. In den Erörterungen, welche uns zeigten, wie die Isolierung der südlichen Kontinente die Entwicklung von Sondercharakteren in der Flora und Fauna begünstigten, trat bereits eine Anzahl von zoologischen Tatsachen auf, welche im Gegensatz zur Isolierung vielmehr auf frühere Beziehungen dieser Gebiete zueinander hinzuweisen scheinen.

Einige dieser früher als Beweise für südliche Landbrücken angesehenen Tatsachengruppen scheiden aus, weil man mittlerweile erkannt hat, daß die betreffenden Tiergruppen künstliche Gebilde waren, die bei näherer Untersuchung wieder in mehrere kleinere natürliche Gruppen zerlegt werden mußten. Das gilt vor allem für die sogenannten „zahnarmen Säugetiere" (Edentaten), nämlich die Erdferkel, Schuppentiere, Gürteltiere, Ameisenfresser und Faultiere, deren zwei erstere in

Afrika vorkommen, während die anderen auf Südamerika beschränkt sind. Heute wissen wir, daß die beiden afrikanischen Gruppen selbständige Säugetierordnungen sind und die südamerikanischen eine dritte, davon verschiedene Ordnung bilden. Ebenso kann man aus dem Vorkommen flugunfähiger, straußartiger Vögel in Amerika, Afrika und Australien keinen zwingenden Schluß betreffs früherer Landverbindung dieser Kontinente ableiten, da auch diese alte Ordnung der Straußenvögel trotz der äußeren Ähnlichkeit ihrer Mitglieder als eine Vielheit, also als Sammelgruppe für Tiere von geringer natürlicher Verwandtschaft erkannt ist. Sehen wir von diesen als unbrauchbar erkannten Beweismitteln ab, so bleibt jedoch noch eine große Zahl anderer Tatsachen der Tierverbreitung übrig, von denen einige (nach Hesse) im folgenden kurz zusammengestellt sind:

1. Beuteltiere treten in Australien und Südamerika auf; 2. Zwerghirsche (Traguliden) leben in Hinterindien, auf den malaiischen Inseln und in Westafrika; 3. Tapire gibt es in Südamerika und Hinterindien; 4. die Blindwühlen (Gymnophionen), altertümliche Reptilien, leben in Südamerika und Afrika, auf den Seychellen und in Südasien; 5. die drei Lungenfischgattungen (Ceratodus, Protopterus, Lepidosiren) finden sich in Australien, Afrika und Südamerika; 6. sehr viele Insektengattungen der verschiedensten Ordnungen sind auf die drei Südkontinente beschränkt, z. B. viele Ameisen und fast alle Termiten; 7. die Gattung Peripatus (Abb. 277), ein uralter Gliederfüßer, lebt auf Neuseeland, in Südafrika und im tropischen Amerika; 8. die Spinnengattung Cryptostemma, merkwürdig wegen des primitiven Merkmals eines gegliederten Hinterleibes, lebt in Guinea und am Amazonenstrom; 9. die Schneckengattung Gundlachia findet sich in Australien, Neuseeland und Südamerika.

Die Beweiskraft der meisten derartigen Tatsachen wird nun aber dadurch eingeschränkt, daß bei den betreffenden Tieren die Verbreitung in der Tertiärzeit bzw. in noch älteren Perioden eine weitere war, so daß die heutigen getrennten Fundstätten als „Relikten" anzusehen sind. Wir erwähnten das schon früher von den Beuteltieren. Ebenso ist die Lungenfischgattung Ceratodus heute fossil aus Trias-, Jura- und Kreideschichten Asiens, Europas, Afrikas und Nordamerikas bekannt. Manche Forscher sind der Meinung, daß in solchen Fällen, wo uns von einer umfangreichen Verbreitung früherer Zeiten nichts bekannt ist, das nur an unserm, ja in der Tat sehr lückenhaften paläontologischen Wissen liegt. Nun ist aber doch nicht recht einzusehen, inwiefern die einst weitere Verbreitung solcher Tiere und Tiergruppen die Beweiskraft der genannten Tatsachen ganz aufheben soll. Denn es wäre doch nun zu erklären, wie jene Gruppen zu ihrer großen Verbreitung kamen. Wie verbreiteten sich denn z. B. die Beuteltiere über alle Kontinente in allen ihren Teilen, wo doch heute die Südenden dieser Kontinente sowie Australien uns zeigen, wie stark isolierend und Sondercharaktere begünstigend ihre gegenwärtige Gestaltung wirkt! Offenbar ist dazu doch auch eine Verbindung der Gebiete mit einander nötig gewesen. Die Frage ist nun freilich, ob man sich dafür nicht mit der Annahme von nördlichen Landbrücken, wie heute eine noch durch die Inseln des Beringsmeeres angedeutet ist, begnügen soll. Auch eine Grönlandbrücke zwischen Amerika und Europa ist ja unschwer zu konstruieren. Waren in der Tertiärzeit und vielleicht auch schon früher, die nördlichen Enden der Kontinente in guter Verbindung, so konnten sich die Tier- und Pflanzenformen ohne Schwierigkeit

rings um die Erde verbreiten, wenn nicht die klimatischen Unterschiede, insbesondere bei den erforderlichen Nord- und Südwanderungen, ihnen Hindernisse in den Weg legten. Denken wir uns das Mittelmeer irgendwie überbrückt und statt der Inselflur zwischen Australien und Südasien ein etwas mehr zusammenhängendes Gebiet, wie es durch Annahme starker Strandverschiebungen sich leicht konstruieren läßt, so sind in der Tat, wie es scheint, alle Bedingungen für weltweite Wanderungen ausbreitungsfähiger Tier- und Pflanzenformen erfüllt. Und doch ergeben sich, wie wir sehen werden, Schwierigkeiten bezüglich einer unscheinbaren Tiergruppe, die wir bisher noch nicht berücksichtigten, nämlich der Regenwürmer. Bevor wir darauf eingehen, sei aber noch einiges über Pflanzenverbreitung nachgetragen.

Für die Erforschung der Verbreitung der Blütenpflanzen ist in neuerer Zeit eine Untersuchungsmethode ausgebildet worden, die wir die statistische nennen können, weil sie sich nicht wie unsere bisherigen Betrachtungen auf Hervorhebung einzelner auffälliger Tatsachen beschränkt, sondern die ganze Masse der Blütenpflanzen erfaßt und Zahlenwerte zu erzielen sucht, aus denen alsdann Gesetzmäßigkeiten abzulesen sind. Aus einer solchen Untersuchung (Irmscher: Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente) seien die folgenden Tatsachen mitgeteilt. Von den 289 Familien der Blütenpflanzen sind nur 61 auf je einen einzigen Kontinent beschränkt (wobei Europa—Afrika als eine Einheit gilt), und zwar: 33 auf Amerika (I), 16 auf Europa—Afrika (II), 7 auf Asien (III), 5 auf Australien—Polynesien (IV). Weitere 32 Familien kommen gleichzeitig in zwei Kontinenten vor, und zwar: 9 in I und II, 10 in II und III, 4 in III und IV, 7 in I und III, 2 in I und IV. Weiterhin finden sich 46 Familien gleichzeitig in drei Kontinenten, nämlich 27 in I, II, und III, 9 in II, III und IV, 9 in I, III und IV, 1 in I, II und IV. Die restlichen 150 Familien sind somit in allen vier Kontinenten beheimatet. Sondern wir, wie üblich, Alte und Neue Welt, so ergibt sich, daß 33 Familien auf die Neue Welt beschränkt sind, 51 auf die Alte Welt, während 205 beiden gemeinsam sind. Solche Zahlen geben zweifellos ein besseres Bild von der Verbreitung der Blütenpflanzen, als es die Aufzählung einzelner charakteristischer oder auch gemeinsamer Familien vermag. Sie zeigen vor allem, daß die Zahl der mehreren Erdteilen gemeinsamen Familien sehr groß ist, größer als Schilderungen vermuten lassen, welche nur darauf ausgehen, die Eigenart der verschiedenen Floren darzulegen. Und für alle diese Familien muß in vergangenen Erdperioden die Möglichkeit der Wanderung von Kontinent zu Kontinent bestanden haben. Eine genauere Durcharbeitung dieser und anderer Zahlen, auf die wir aber hier mit Rücksicht auf den Raum nicht näher eingehen können, hat ergeben, daß eine sehr große Zahl von Familien, Unterfamilien und Gattungen allem Anschein nach zonal, d. h. etwa parallel zum Äquator, gewandert sein muß, und daß die Wanderung aller dieser, — auch der südlichsten, — Gruppen etwa über eine Brücke von Amerika über Grönland nach Schottland überaus unwahrscheinlich ist.

Nachdem wir von diesen neuesten Ergebnissen der pflanzengeographischen Forschung Kenntnis genommen haben, ist es an der Zeit, auch die bedeutungsvollen Tatsachen der Verbreitung der Regenwürmer zu verwerten. Die Regenwürmer sind, wie man weiß, Tiere von geringer Ortsbeweglichkeit, also Tiere, die sich durch aktive Wanderung nur sehr langsam verbreiten können, und denen Wasserläufe, Meeres-

Eierlegende australische Säugetiere.
1 Schnabeltier (Ornithorhynchus paradoxus). 2 Schnabeligel (Echidna hystrix), mit wurmförmiger Zunge Ameisen fangend.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

arme oder gar Meere, oft aber auch Gebirge oder sehr trockene Gegenden unüberwindliche Hindernisse entgegenstellen. Die passive Verbreitung aber ist, wenn wir von den Fällen der Verschleppung durch den Versand lebender Pflanzen seitens des Menschen absehen, auch nur gering. Es kommt nur eine gelegentliche Verfrachtung der Eierkokons oder der Würmer selbst durch im Wasser treibende Pflanzenmassen in Frage, wobei dann die Empfindlichkeit der meisten dieser Tiere gegen Wasser, insbesondere gegen Seewasser, wieder die größten Schwierigkeiten macht. Infolge dieser Eigenschaften sind die Regenwürmer in noch viel höherem Grade „erdgebundene" Wesen als die im Boden wurzelnden Pflanzen, und es ist zu erwarten, daß ihre geographische Verbreitung, welche dank der sorgsamen Erforschung ihrer zahlreichen Arten heute schon recht gut bekannt ist, uns wichtige Aufschlüsse über etwaige Wanderstraßen geben können. Da es zwecklos wäre, hier gar zu sehr auf Einzelheiten einzugehen, so mag das wichtigste Ergebnis einer neuen Untersuchung (Michaelsen: Die Verbreitung der Oligochäten im Lichte der Wegenerschen Theorie der Kontinentenverschiebung usw. 1922) hier folgendermaßen wiedergegeben werden: Sechs Gattungen (Chilota, Dichogaster, Bimastus, Eisenia, Ilyogenia, Sparganophilus) sind zu beiden Seiten des Altantischen Ozeans zu finden, und zwar in zonaler Anordnung, also derart, daß der neu- und altweltliche Verbreitungsbezirk sich ungefähr gegenüberliegen. Dazu kommt eine Gattung der Alten Welt (Alma), welche durch eine nächstverwandte (Drilocrius) in der Neuen Welt vertreten wird und schließlich noch eine altweltliche Familie (Mikrochätiden) für welche in der Neuen Welt eine nächstverwandte (Glossoskoleziden) eintritt. Zwei Beispiele mögen die Art der Verbreitung veranschaulichen:

Chilota	Feuerland, Südpatagonien, Falklandinseln, Süd- und Mittelchile	Südrand des Kaplands, Ostkapland, Natal, Zululand
Sparganophilus	Florida und Pennsylvanien bis Guatemala, Mexiko, Kalifornien	Südengland

Solchen Tatsachen gegenüber kommt man zu dem Schlusse, daß unbedingt Querverbindungen in verschiedenen Zonen zwischen dem west- und ostatlantischen Kontinent bestanden haben müssen. Es ist undenkbar, sich dergleichen Gesetzmäßigkeiten als das Ergebnis einer Wanderung lediglich über eine oder zwei nördliche Brücken vorzustellen. Auch der seit langem angenommene „antarktische Kontinent", dessen Vermittlung Australien und die Südspitzen von Afrika und Amerika einen Teil ihrer übereinstimmenden Flora und Fauna verdanken sollen, genügt offenbar nicht, uns — selbst zusammen mit den nördlichen Landbrücken — die zonale Anordnung zu erklären.

Die zahlreichen Querverbindungen zwischen den beiden Küstengebieten des Atlantischen Ozeans, zu deren Annahme die neueren Untersuchungen drängen, würden nun, wenn man dem bisherigen Wege der Annahme von Landbrücken über

den Ozean folgen wollte, schließlich fast zu einer Beseitigung des Atlantik führen, und man müßte sich den größten Teil des Tiefseebodens als zeitweilig aus dem Meere auftauchend denken. Die Vorstellung wird noch widersinniger, wenn man bedenkt, daß auch Flora und Fauna zahlreicher anderer Gebiete um den Indischen und Pazifischen Ozean herum auf Landbrücken von zum Teil demselben Alter Anspruch erheben müssen. Es kommt hinzu, daß die neuere Tiefseeforschung im Atlantischen Ozean und anderswo überraschend große Tiefen feststellte, so daß an eine vorübergehende Hebung des Tiefseebodens bis zu völliger Trockenlegung kaum noch zu denken war. Geophysiker und Geologen stehen deshalb schon seit längerer Zeit vielen der von Biologen und Paläontologen geforderten Landbrücken ablehnend gegenüber.

Landbrücken und Kontinentenverschiebung. Wir würden heute mit der Annahme zahlreicher Querverbindungen zur Erklärung der Verbreitung der Blütenpflanzen und der Regenwürmer vor der gleichen Schwierigkeit stehen, wenn nicht vor 10 Jahren eine neue Theorie der Kontinentbildung aufgestellt wäre, die vielleicht geeignet ist, die Widersprüche zu beseitigen. Es ist die von A. Wegener begründete Theorie der Kontinentverschiebung. (Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 3. Auflage. Braunschweig 1922.) Wenn es auch nicht möglich ist, hier eine vollständige Begründung derselben zu geben, so müssen wir doch auf ihre wesentlichsten Grundlagen und Gedanken kurz eingehen. Eine Hauptgrundlage ist die von der heutigen Geophysik aus zahlreichen Tatsachen abgeleitete Vorstellung, daß die Kontinente wie Schollen auf einer zähflüssigen Unterlage gleichsam schwimmen und in diese mehr oder weniger tief eintauchen. Durch stellenweise Belastung, z. B. mit dem Inlandeis der Eiszeit, wird tieferes Eintauchen, durch Entlastung langsames Auftauchen bewirkt. Das noch heute andauernde Aufsteigen der norwegischen Küste ist die Folge einer solchen Entlastung durch Schmelzen des Inlandeises. Die Tiefseeböden bestehen danach also, abgesehen von ihren Sedimenten, aus einem ganz anderen und zwar schwereren Material, dem „Sima“[1]), als die Kontinente, deren nichtsedimentärer Kern als das „Sial“[2]) bezeichnet wird. Wichtig ist sodann, daß der die Kontinente mit einer mehr oder weniger breiten Zone umgebende Boden der Flachsee noch den Kontinentaltafeln angehört, daß es sich also nur um untergetauchte Teile dieser Schollen, sogenannte „Schelfe“, handelt. Der plötzliche Abfall vom Schelf zum Tiefseeboden ist also erst der eigentliche Kontinentrand. Im Bereiche der Kontinentschollen haben infolge wechselnden tieferen und flacheren Eintauchens Überflutung und Trockenlegung vielfach gewechselt und haben demgemäß zu Sedimentbildungen geführt, die allesamt auf Flachseeablagerungen zurückzuführen sind. Der Tiefseeboden aber, der von der Kontinentscholle wesensverschieden ist, hat an diesen Niveauveränderungen nicht teilgenommen. Um nun auf dieser Grundlage zu dem Wegenerschen Hauptgedanken zu kommen, vergegenwärtigen wir uns die Form der Westküste von Afrika und der Ostküste von Südamerika. Es ist dann im höchsten Grade auffällig, wie die brasilianische Küste mit ihrem vorspringenden Winkel dem einspringenden

[1]) Von Silizium und Magnesium als seinen wahrscheinlich charakteristischen Elementen abgeleitet.

[2]) Von Silizium und Aluminium abgeleitet.

Winkel des Golfs von Guinea gleichsam angepaßt ist, nicht nur im Groben, sondern auch in vielfachen Einzelheiten ihres Verlaufes. Wenn wir uns nun vorstellen dürften, der amerikanische Kontinent wäre einst mit dem europäisch-afrikanischen vereinigt gewesen, hätte sich dann durch eine infolge innerer Spannungen auftretende Bruchlinie — die heutige Küstenlinie — von ihm gesondert und eine langsame Westwanderung, verbunden mit Drehung, angetreten, was zur Bildung einer sich immer mehr erweiternden „atlantischen Spalte" führte, so wären mit einem Schlage alle biogeographischen Schwierigkeiten überwunden, denn alle damals zu beiden Seiten der Bruchlinie beheimateten Familien, Gattungen oder Arten wären nach dieser Vorstellung gleichsam in einen altweltlichen und einen neuweltlichen Teil zerrissen worden. Wegener hat diesen Schritt getan. Er denkt sich die gesamten Kontinente ursprünglich zu einer einzigen großen Scholle vereinigt und stellt sich vor, daß diese Scholle vielfach zerbrochen ist, die Teile durch Horizontalverschiebung sich voneinander getrennt haben und so zu den heutigen Kontinenten geworden sind. Er begründet das auf die mannigfaltigste Weise. Hier mag nur darauf hingewiesen werden, wie z. B. zu beiden Seiten des Atlantischen Ozeans sich mehrere Gebirgszüge gleichen Alters und gleicher Streichrichtung in genau entsprechender Lage finden. „Es ist", um Worte Wegeners zu brauchen, „so, als wenn wir die Teile einer zerrissenen Zeitung zusammenhalten. Laufen die Zeilen glatt hinüber, so wissen wir, daß die Stücke früher in dieser Weise zusammengehangen haben."

Wegener hat seiner Theorie auch die bereits ältere Lehre von der Polwanderung, angegliedert. Nur durch die Annahme, daß z. B. im Tertiär eine große Polverschiebung stattgefunden hat, läßt es sich verstehen, wie es in Grönland und Spitzbergen zu der von den Paläontologen festgestellten reichen Tertiärflora kommen konnte. Mit der Annahme einer zirkumpolaren — aber ganz unerklärlichen — Temperaturerhöhung bei festliegendem Pol kommt man deswegen nicht zum Ziel, weil dann immer noch die monatelange Winternacht dieser Gebiete ein Hindernis für die Entfaltung einer derartigen Flora geblieben wäre. Wie vortrefflich die Wegenersche Theorie und die Polwanderungslehre sich zusammenfügen, zeigt das folgende Beispiel. In Südamerika, Südafrika, Vorderindien und Australien, also in Gebieten, die heute über eine ganze Halbkugel verstreut sind, finden sich die Spuren einer großen Inlandeisdecke der Perm- und Karbon- (Steinkohle-) Zeit. Schieben wir aber in Gedanken die Kontinente wieder so zusammen, wie sie nach Wegeners Annahme ursprünglich gelegen haben, so rücken alle diese südlichen Eiszeitspuren so stark zusammen, daß das von ihnen bedeckte Gebiet als das Südpolargebiet jener Zeit und sein Mittelpunkt als der Südpol erscheint. Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß schon 1907 Simroth versucht hat, durch die Annahme einer gesetzmäßigen Polwanderung (Pol-Pendulation) im Laufe der Erdgeschichte die Wanderungen der Flora und ihre gegenwärtige Verbreitung zu erklären.

Zum Schluß dieser Ausführungen sei nur noch an einem Beispiel aus der Pflanzengeographie die Brauchbarkeit der Wegenerschen Theorie erläutert. Es wurde schon früher erwähnt, daß die Kakteen ausgesprochenermaßen amerikanische Gewächse sind, daß aber eine einzige wesentlich epiphytische Gattung, die etwa 50 Arten umfaßt, nämlich der Geißelkaktus (Rhipsalis), mit einigen wenigen Arten auch nach Afrika, den Komoren, Madagaskar und Ceylon vorgedrungen ist. Man hat

versucht, letzteres dadurch zu erklären, daß man annahm, die kleinen Beerenfrüchte könnten durch Vögel verbreitet worden sein. Wenn man aber an die gegenwärtige Entfernung des neuweltlichen und altweltlichen Verbreitungsgebietes denkt, so erscheint das eigentlich undenkbar. Anders steht es bei Annahme der Kontinentverschiebung. Wenn die Ausbildung der Kakteentypen erst begonnen hat, als die Trennung der Alten und Neuen Welt bereits im Gange war, so erklärt sich die Beschränkung wesentlich auf eines der Gebiete. Solange die Entfernung der Küsten jedoch ein bestimmtes Maß noch nicht überschritten hatte, war auch gewiß noch eine Verschleppung kleiner Früchte oder Samen durch Vögel möglich.

B. Die Lebewelt des Wassers.

Zwischen den Lebensbedingungen des Wassers und denen des festen Landes bestehen sehr bedeutende Unterschiede. Von grundlegender Art ist die verschiedene Weise, wie den Organismen dieser beiden großen Lebensgebiete der für fast alle von ihnen zum Leben unbedingt nötige Sauerstoff — sowie bei den Pflanzen das Kohlendioxyd — zugeführt wird. Den Landorganismen wird dieses lebenswichtige Gas als Bestandteil des „Luftmeeres", also einer „Flüssigkeit" von sehr geringem spezifischen Gewicht, dargeboten, den Lebewesen des Wassers aber gelöst in einer Flüssigkeit von so hohem spezifischen Gewicht, daß sie im Gegensatz zur Luft eine erhebliche „Tragkraft" besitzt, und durch den in ihr erzeugten „Auftrieb" einen nennenswerten Teil des Körpergewichts der in ihr lebenden Wesen aufhebt. Das hat zur Folge, daß, während alle Landorganismen Bodenbewohner sind und sich allenfalls, wie die Vögel und Insekten, nur vorübergehend vom Boden erheben können, im Wasser neben Bodenbewohnern sich als weitere Lebensgruppe die Freiwasserbewohner entwickelt haben. Die Bodenbewohner müssen dann noch wieder in festsitzende und freibewegliche gegliedert werden, und in ähnlicher Weise zerfallen die Freiwasserbewohner noch in solche ohne oder nur mit geringer Eigenbewegung — die Schwebeorganismen oder planktonischen Wesen — sowie die kräftigen Schwimmer — Schwimmtiere oder nektonische Tiere. Die damit gekennzeichneten Lebensgruppen des Wassers lassen jedoch einen Teil ihrer Mitglieder in ähnlicher Weise zwischen beiden Gebieten pendeln, wie etwa der Vogel zwischen Erd- und Luftleben wechselt. Das hindert, wenn auch die Grenzen etwas unscharf werden, nicht, die meisten Organismen der einen oder anderen Lebensgruppen zuzuordnen. Wir werden aber z. B. zu den Bodentieren nicht nur Bodenläufer rechnen, sondern auch solche, die dicht über dem Boden schwimmen und oft auf ihm ausruhen, oder wohl gar dort auf Beute lauern. Ebenso werden wir uns nicht scheuen dürfen, zu den planktonischen Organismen oder zum Plankton auch solche Wesen zu zählen, die zwar mit Eigenbewegung begabt sind, deren Bewegungsgröße aber geringfügig ist gegenüber den Verschiebungen, die sie durch Strömungen und Wellenschlag erleiden, während das „Nekton" aus Schwimmtieren besteht, welche imstande sind, die Strömungen ihrer Wohngewässer durch aktive Bewegung zu überwinden.

Die Entwicklung der Lebensbezirke des Wassers. Wenn die üblichen Vorstellungen vom Entwicklungsgange unserer Erde nicht trügen, so ist auf einen glut-

flüssigen Zustand, in welchem wir uns alles Wasser als Bestandteil einer damals chemisch noch weit mannigfaltiger zusammengesetzten Atmosphäre zu denken haben, ein Stadium gefolgt, wo infolge allmählicher Abkühlung des Erdballs ein Teil des Wasserdampfes sich zu kondensieren begann. In jene Zeit des Urozeans mag auch die erste Anlage der Kontinente, oder, wenn Wegeners Theorie recht behält, des großen Urkontinents fallen. Aber die herrschende Temperatur war noch so hoch, daß an organisches Leben nicht zu denken war. Alle Energien, die wir heute in den lebenden Organismen ihr Spiel treiben sehen, gingen noch auf in dem großen geheimnisvollen Leben dieses langsam sich abkühlenden Balles. Schließlich kam die Zeit, wo das erste organische Leben schüchtern erwachte. Wir wissen nicht, woher es kam; wir ahnen nur, daß es wohl schon in dem noch nicht in „Lebend" und „Leblos" differenzierten Erdballe schlummerte. Wir können nicht wissen, ob es aus eigener Kraft sich formte oder ob ein mächtiges „Es werde" die scheinbar sinnlos waltenden Kräfte in die sinnvollen Bahnen des Lebens zwang. Aber, daß dieses Leben einmal in einfachster Form aus dem Leblosen aufstieg, erscheint uns heute sicher, und ebenso sicher wohl war der Urozean seine Wiege. Wie es wuchs, wie aus den hypothetischen Probionten vielleicht die erste Zelle wurde, auch das ist uns verschlossen und wird uns wohl für immer verschlossen bleiben. Etwas befriedigender schon sind die Vorstellungen von dem allmählichen Aufstieg der Lebensformen zu immer verwickelterem Bau. Während so im Meere das Leben wuchs, ging Generation für Generation auf die Wanderschaft und auf die Suche nach neuen Gelegenheiten zur Ansiedlung. Und bald drängte ein Strom von Auswanderern aus dem reich bevölkerten Meere hinauf in die Flußsysteme, die, zunächst nur das mechanische Ergebnis der überreichen atmosphärischen Niederschläge, jetzt zu wahren Lebensadern der Kontinente wurden. Nicht allen Zweigen des reich verästelten Lebensbaumes, wie er im Meere gewachsen war, gelang es, ihre Sprößlinge in das salzärmere Wasser der Ströme, Flüsse, Bäche und der mit ihnen zusammenhängenden Seen zu entsenden. Zahllose Einwanderungsversuche müssen gescheitert sein; und heute noch sehen wir, wie der Stamm der Stachelhäuter ganz dem Süßwasser fernbleiben mußte, während die Pflanzentiere (Zölenteraten) doch wenigstens durch einige ihrer Zweige im Festlandswasser vertreten sind. So entstand neben der Flora und Fauna des Meeres die reich verzweigte Lebewelt der Süßgewässer.

Wie die Lebewesen des Wassers dann in ihrem Ausbreitungsdrange nach und nach das feste Land eroberten, und wie hier das Leben erst zu vollster Blüte kam, davon ist an anderer Stelle die Rede. Als aber schließlich eine Landlebewelt vorhanden und in kräftiger und eigenartiger Entwicklung begriffen war, da zeigte sich noch immer so recht die Proteusnatur des Lebens und eine merkwürdige Ziellosigkeit in seiner Entwicklung. Denn was die Vorfahren unter Mühen und Erduldung zahlloser Fehlschläge errungen hatten, das Leben auf dem festen Lande, das gab ein nicht unbedeutender Teil der Nachkommen, Pflanzen wie Tiere, wieder auf, und das Meer, dem das Leben entstiegen war, wie das Süßwasser, dessen Leben nur ein abgeschwächter Sproß des Meereslebens ist, erhielten beide wieder Zuzug vom Festlande her. Da bereicherte sich der aus Algen bestehende Bodenbewuchs der Flachsee, indem vom Lande die „Seegräser" eindrangen. Vor allem aber die Süßgewässer erhielten eine so reiche Einwanderung von an das Wasserleben sich

anpassenden Landpflanzen, daß dadurch ihre unscheinbare Algenflora ganz in den Hintergrund treten mußte. Auch die Tierwelt hat bei ihrer Rückwanderung, wenn auch nicht der Masse nach, so doch der Zahl nach das Süßwasser bevorzugt. Nicht einmal die Wale und Flossenfüßer sind rein marin geblieben, sondern kleinere Formen dieser zum Teil mit Riesenwuchs begabten Gruppen gehören auch dem Süßwasser an. Vor allem aber haben zahllose Luftinsekten den Weg zurück ins Süßwasser gefunden, ganz abgesehen von den zwischen Wasser und Land schwankenden Tierformen, von denen schon früher die Rede war.

Wenn wir jetzt, zu einer mehr ins einzelne gehenden Besprechung der Lebewelt des Wassers übergehend, angesichts der Fülle des Stoffes fragen müssen, welchen Lebensbezirk des Wassers wir bevorzugen wollen, so kann die Wahl wohl nur auf das Meer fallen. Denn das Meer ist zweifellos die Wiege des Lebens. Das Meer ist trotz der reicheren Besiedlung des Süßwassers vom Lande her der reichste Lebensbezirk, und die Lebenserscheinungen und Lebensbedingungen des Meeres spiegeln sich schließlich im Süßwasser doch nur in abgeschwächter Form wieder. Darum soll unsere Betrachtung der Verteilung der Organismen über den Erdball mit einem Einblick in das Leben des Meeres beschlossen werden.

Das Meer.

Die Lebensbezirke des Meeres. Die meisten Süßgewässer weisen nur verhältnismäßig geringe Tiefe auf. Tiefen wie die des Genfer Sees von 309 m sind für Süßwasserseen sehr bedeutend, Tiefen von 1500 m wie beim Baikalsee dagegen ganz ungewöhnlich. Im Gegensatz dazu stehen die gewaltigen Tiefen der Ozeane. Während wir deshalb bei den meisten Süßgewässern mit der Unterscheidung eines Bodengebietes und eines Freiwassergebietes auskommen, müssen wir im Meere in der Gliederung nach Lebensbezirken noch einen Schritt weiter gehen, und zwar zuerst mit Rücksicht auf die Lichtverhältnisse. Das ins Wasser eindringende Sonnenlicht erfährt ja doch eine teilweise Absorption, die sowohl eine Schwächung der Lichtstärke als auch eine Veränderung der Lichtfarbe zur Folge hat. Beschränken wir uns zunächst auf die Schwächung des Lichtes, so hat diese zur Folge, daß von einer gewissen Tiefe ab die Lichtstärke so weit sinkt, daß sie keine nennenswerte Assimilationstätigkeit der mit pflanzlicher Ernährungsweise begabten Wesen mehr ermöglicht. Diese Tiefe ist naturgemäß verschieden. Sie hängt von der wechselnden Durchsichtigkeit des Wassers ab, und sie ist bei hohem Sonnenstande größer als bei niedrigem. Sie nimmt darum bei gleicher Wasserbeschaffenheit nach den Tropen hin zu. Die Angaben über den Beginn der lichtlosen Tiefe schwanken deshalb und bewegen sich etwa zwischen 200 und 400 m. In unseren Breiten darf man jedenfalls 200 m Tiefe als die Grenze für die Lebensmöglichkeit assimilierender Pflanzen betrachten. Daß von „Lichtlosigkeit" hier jedoch nicht im physikalischen, sondern nur im physiologischen Sinne die Rede sein kann, lehrt die Beobachtung daß noch in 1500 m Tiefe hochempfindliche photographische Platten geschwärzt werden.

Von der Abnahme der Lichtstärke werden natürlich alle pflanzlichen Organismen des Meeres betroffen, sowohl die mikroskopischen, schwebenden Planktonpflanzen,

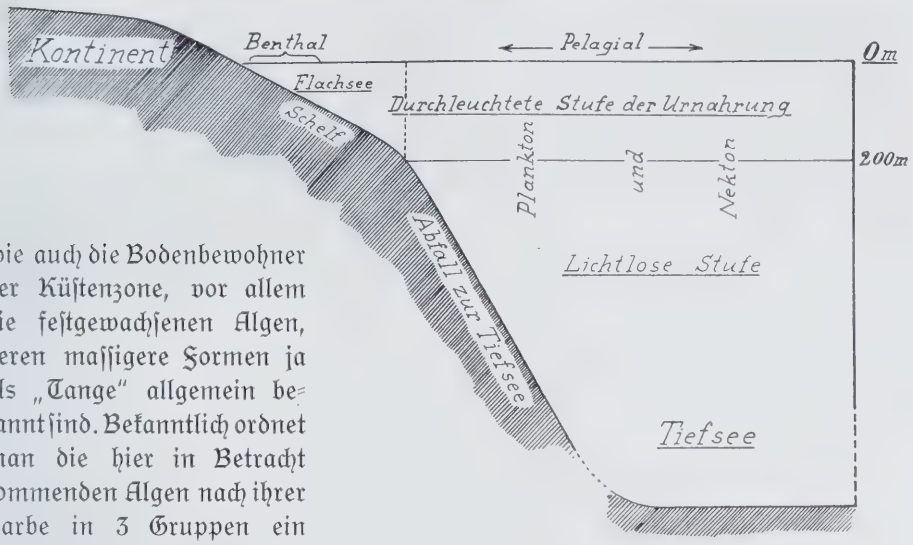


Abb. 278. Die Lebensgebiete des Meeres.

wie auch die Bodenbewohner der Küstenzone, vor allem die festgewachsenen Algen, deren massigere Formen ja als „Tange" allgemein bekannt sind. Bekanntlich ordnet man die hier in Betracht kommenden Algen nach ihrer Farbe in 3 Gruppen ein (Taf. XX): die Grünalgen (Chlorophyzeen), Braunalgen (Phäophyzeen) und Rotalgen (Rhodophyzeen oder Florideen). Während die ersteren nur Chlorophyll enthalten, ist das Chlorophyll der beiden anderen Gruppen durch einen braunen bzw. roten Farbstoff mehr oder weniger verdeckt. Es ist nun schon lange aufgefallen, daß die grünen Algen des Meeres kaum in größerer Tiefe als 10 m von der Oberfläche entfernt anzutreffen sind, daß andererseits in etwa 100 m Tiefe nur noch Rotalgen gefunden werden, während die Braunalgen ihre stärkste Verbreitung in mittleren Tiefen haben. Wohl können Rotalgen und Braunalgen auch nahe der Oberfläche vorkommen, dagegen dringen Grünalgen und Braunalgen nicht in die tieferen Stufen ein. Diese merkwürdige Sonderung nach der Farbe findet ihre Erklärung wahrscheinlich in folgendem. Das Wasser absorbiert aus dem weißen Tageslichte in erster Linie rote Strahlen, was zur Folge hat, daß tiefer eingedrungenes Licht grünlich ist. Da nun roter Farbstoff grüne Strahlen absorbiert — weshalb er ja gerade rot erscheint — so bedeutet die Rotfärbung der Algen anscheinend eine Anpassung an das Tiefenlicht. Tatsächlich ist experimentell erwiesen, daß rote Algen am stärksten im grünen Licht assimilieren, grüne Algen dagegen in rotem Lichte, oder, allgemeiner gesagt, daß jede Alge am stärksten in solchem Lichte assimiliert, das ihrer Eigenfarbe komplementär ist. Der rote Farbstoff wirkt danach anscheinend ähnlich, wie das Baden einer photographischen Platte mit bestimmten Farbstoffen die Plattenschicht für die betreffenden Farben empfindlich macht. Für die Braunalgen mag wohl eine entsprechende Erklärung zutreffen.

Die Tatsache, daß das pflanzliche Leben im Meere auf wenige Hunderte von Metern unterhalb der Oberfläche beschränkt ist, hat weitgehende Folgen für die Tierwelt, denn in letzter Linie ist die Tierwelt doch von pflanzlicher Nahrung abhängig, und man hat deshalb die assimilierenden Organismen des Meeres als die Urnahrung der Meerestierwelt bezeichnet. Da die festsitzenden Algen und die wenigen Blütenpflanzen der Küstenzone, wie das „Seegras" (Zostera marina) im

Vergleich zu dem Tierreichtum des Meeres nur eine ganz untergeordnete Rolle als Nahrungsmittel der Tiere spielen, muß man als Nahrungsquelle für das Tierleben des Meeres das pflanzliche Plankton ansehen, also die ungeheuren Mengen einzelliger Algen und pflanzenähnlicher Geißelträger, welche die oberen, durchleuchteten Schichten des Wassers erfüllen, die aber, wie quantitative Untersuchungen lehren, gegen die untere Grenze der durchleuchteten Stufe immer seltener werden. Wir werden in einem späteren Abschnitte, der die Ernährungsbeziehungen der Lebewesen im Zusammenhange behandeln soll, genauer auf die Beziehungen des pflanzlichen zum tierischen Plankton und auf die Bedeutung des Planktons überhaupt für das Nekton zurückkommen.

Hier handelt es sich für uns zunächst um ein anderes Ziel, nämlich um die Erkenntnis der Gliederung der Meeresräume. Diese ist mit der Feststellung, daß nur einige Hunderte von Metern der Oberflächenschichten durchleuchtet sind, noch nicht ausreichend erkannt, sondern es kommt nun noch ein Umstand hinzu, der mit dem Bau der Kontinentalschollen zusammenhängt. Wir erwähnten bei Besprechung der Wegenerschen Theorie bereits, daß der Rand der Kontinentaltafeln, wie sie nach unserer Auffassung auf dem Sima schwimmen, überflutet ist und eine mehr oder weniger breite Flachseezone bildet, während jenseits dieser Zone der Steilabfall zum Tiefseeboden einsetzt. An den altweltlichen Küsten des Atlantischen Ozeans fällt diese Grenze von Flachsee und Tiefseeabfall ungefähr mit der zu 200 m angenommenen Durchleuchtungsgrenze zusammen. Da die Flachseezone außer der Durchleuchtung noch wieder ganz besondere Lebensbedingungen — insbesondere für die Bodentierwelt — bietet, müssen wir die Flachsee und die Tiefsee als besondere Lebensbezirke des Meeres rechnen.

Das Ergebnis unserer Betrachtung über die Lebensbezirke des Meeres und ihre Bewohner ist unter Einfügung von einigen weiteren, heute gebräuchlichen Bezeichnungsweisen in Abb. 278 bildlich dargestellt. Unter dem Ausdruck „Pelagial" faßt man das gesamte Freiwassergebiet zusammen, unter dem Namen „Benthal" das Bodengebiet; und „Benthos" bedeutet die Pflanzen und Tiere des Bodens, bildet also den Gegensatz zu Plankton und Nekton.

1. Das Benthal und seine Bewohner.

Die Pflanzen. Da die Meere unter dem Einflusse von Mond und Sonne die Erscheinung von Flut und Ebbe zeigen und somit ein Teil des Flachseegürtels periodisch trockengelegt wird, müssen wir das Benthal noch wieder in einen auftauchenden und einen dauernd untergetauchten Gürtel gliedern. Der letztere ist das Hauptgebiet der benthonischen Pflanzen, die der Hauptmasse nach aus Algen bestehen, während Blütenpflanzen sich nur in kleiner Zahl beteiligen, wie z. B. das sogenannte „Seegras", das sich aber nur auf sandigem Untergrunde anzusiedeln vermag. Von der Einteilung der dem unbewaffneten Auge auffallenden Algen in Grün-, Braun- und Rotalgen und ihrer Verteilung war schon die Rede. Daß auch die mikroskopische Lebewelt noch eine wichtige Rolle im Benthos spielt, so vor allem die Diatomeen, muß jedoch hervorgehoben werden. Der Untergrund, auf dem sich die Algen am besten und zahlreichsten anzusiedeln vermögen, ist der Felsboden, dessen

Tangarten der Nordsee.

1. Meersalat (Ulva lactuca). 2. Federtang (Bryopsis plumosa). 3. Fingertang (Laminaria digitata). 4. Palmtang (Laminaria hyperborea). 5. Schotentang (Halidrys siliquosa). 6. Blutroter Seeampfer (Delesseria sanguinea). Mitte der Tafel: Blasentang (Fucus vesiculosus). Darunter: Roter Federtang (Plumaria elegans).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

reiche Tangflora wir z. B. bei einer Fahrt um die Insel Helgoland trefflich beobachten können. Sand- und Schlammboden bieten den meisten Algen nur auf einzelnen Steinen, Muscheln und Schnecken geeignete Ansiedlungspunkte.

Unter den Tangen gibt es Arten, die eine bedeutende Größe erreichen; ja, es gehört sogar die größte Pflanze hierher, welche die Erde hervorgebracht hat, nämlich der Riesentang (Macrocystis pyrifera), der eine Länge von 300 m erreichen kann. Ein solcher Riesenwuchs bei einer Pflanze, die keine nennenswerten Stützeinrichtungen — wie die Landpflanzen — in ihren stengel- und blattförmigen, nur aus schlauchförmigen Zellen bestehenden „Thallus" besitzt, ist nur im Wasser denkbar, wo der Auftrieb der Pflanzen die Aufgabe der Stützung außerordentlich erleichtert. Zu den merkwürdigsten Formen, welche die Gruppe der Algen hervorgebracht hat, und die Bewohner des Benthal sind, zählen die zu den Rotalgen gehörigen Kalkalgen oder Korallineen, d. h. Korallenalgen. Sie haben so bedeutende Mengen kohlensauren Kalk in ihrem Thallus abgelagert, daß der Vergleich mit Korallen in der Tat naheliegt. Bisweilen ist ihr Thallus noch wie bei anderen Algen fadenförmig und verzweigt. Oft aber bilden sie auch rosafarbige Krusten auf Steinen (Abb. 280), oder sie nehmen gar fast kugelige Gestalt an und machen den Eindruck eines rotgefärbten Steines. Erdgeschichtlich sind sie von Bedeutung, da sie als kalkspeichernde Organismen an der Bildung von Kalksediment (Kalkstein) mitbeteiligt sind.

Abb. 279. Beerentang (Sargassum), mit Hydroidpolypen (Aglaophenia), Röhrenwürmern (Spirorbis) u. a. bewachsen (nach Hentschel).

Die Tiere. Die Tierwelt des Benthals ist besonders abhängig vom Untergrunde. Handelt es sich um Sand- oder Schlammboden und haben sich Seegraswiesen entwickelt, so finden zahllose Tiere hier Verstecke oder Anheftungspunkte, ferner

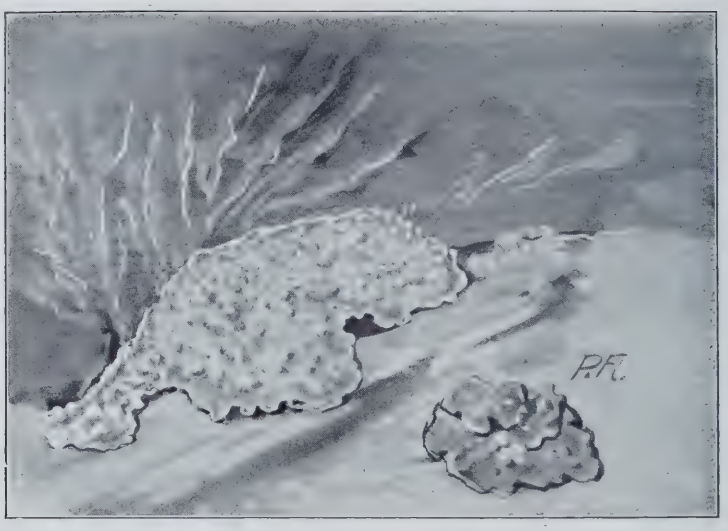


Abb. 280. Kalkalgen, krustenartig auf Felsen wachsend.
Links: Lithothamnion Binderi. Rechts: L. polymorphum.

Nahrung und reichlichen Sauerstoff, das Nebenprodukt der pflanzlichen Assimilation. Das Seegras kommt allerdings als Nahrung in lebendem Zustande weniger in Betracht; von großer Bedeutung aber ist der, freilich auch aus anderen Quellen fließende „Detritus", wie er durch den Zerfall abgestorbener Pflanzenteile entsteht. Denn ein ganz erheblicher Teil der niederen Kleintierwelt besteht aus Detritusfressern. Dazu kommt dann der Bewuchs aus zarteren Algen, der sich auf dem Seegras ansiedelt, und der zahlreichen Nackt- und Gehäuseschnecken als Nahrung dient. Sodann bietet das Seegras Anheftungsmöglichkeit für kleinere Seerosen (Aktinien), Seescheiden und Polypenstöcke. Vor allem aber herrscht in diesen Pflanzendickichten ein reiches Leben von freibeweglichen Tieren. Hier leben in Massen Krebstiere, wie Flohkrebse, Asseln, Garnelen und andere. Am Boden und in den oberen Detritusschichten des Bodens wimmelt es von Ringel-, Schnur- und Strudelwürmern. Muscheln leben hier vom reichlichen Detritus, um schließlich den Seesternen als Beute zuzufallen. Taschenkrebse und Fische finden sich der reichen Nahrung wegen ein. Hier in den Seegraswiesen ist auch das ausschließliche Lebensgebiet einiger sehr merkwürdiger Fische, die sich durch ihre Brutpflege auszeichnen, der Seenadeln und Seepferdchen. Von Raubfischen seien die Seestichlinge (Gasterosteus spinachia) genannt, die hier ihre Nester bauen (Tafel XXII). Manche Fische und Tintenfische erscheinen in den Seegraswiesen, um in den schützenden Dickichten zu laichen. Wie sich im Großen zwischen den Seegraspflanzen und -blättern ein üppiges Tierleben entfaltet, so im Kleinen in dem feinen Algenbewuchs der Blätter, wo Urtiere, winzige Krebstierchen und Würmer ihr Zwergenreich haben.

Wo Sand- und Schlammboden aus irgendwelchen Gründen unbewachsen geblieben ist, da fehlen alle typischen Formen der Seegraswiesenbewohner, und eine Unzahl anderer Tiere sucht hier Schutz auf andere Weise, indem sie mehr oder weniger zu seßhaften Tieren werden und sich in den Boden einbohren oder ein-

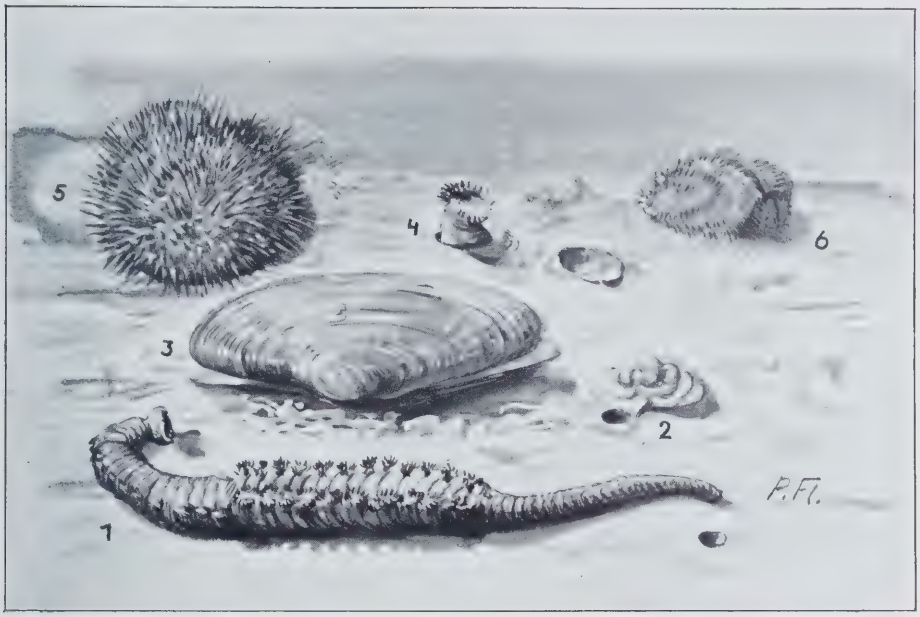


Abb. 281. Bewohner des sandigen Meeresgrundes. 1 der Köderwurm (Arenicola), ausgegraben; 2 Öffnung seiner Wohnröhre, daneben ein Kotballen; 3 die Sandmuschel (Mya), ausgegraben; 4 Öffnung ihrer Wohnhöhle, aus der das lange, zurückziehbare Atmungs- und Ernährungsrohr (Sipho) herausschaut; 5 ein Herzigel (Echinocardium), ausgegraben; 6 derselbe, sich eingrabend.

wühlen. Hier ist, um zunächst einige Beispiele zu nennen, die Wohnstätte der Herzmuscheln (Cardium), der Sandmuscheln (Mya), der Sandwürmer (Arenicola), der Herzigel (Echinocardium) und anderer. Die Herzmuscheln sind insofern noch unvollkommene Sandbewohner, als sie durch eine dicke Schale auch zum Aufenthalt außerhalb des schützenden Bodens geeignet sind, wo sie sich mit ihrem winkelförmigem Fuße springend fortbewegen. Andere Muscheln aber sind ganz dem Leben im Sande angepaßt. Sie haben eine dünne und glatte Schale; ihre Mantelränder laufen in zwei lange, bei Mya (Abb. 281) der Länge nach verwachsene Röhren aus, von denen die eine das sauerstoffreiche und mit feinen Nahrungsteilchen beladene Wasser eintreten läßt, während die andere das sauerstoffarme und die Ausscheidungsstoffe mitführende Wasser ausstößt. Die Strömung wird, wie bei allen Muscheln, durch eine Wimperauskleidung der Mantelhöhle erzeugt. Der in den Boden eingewühlte Herzigel (Abb. 281) hält im Sande dauernd einen durch Sekret gefestigten und durch ein Pinselfüßchen sauber gehaltenen Atemkanal frei. Der Sandwurm (Abb. 281) lebt nach Art der Regenwürmer, indem er, im Sande steckend, den Sand nebst den darin enthaltenen organischen Nährstoffen durch seinen Darm gehen läßt und aus dem oben befindlichen Hinterende den Sand an der Oberfläche in Gestalt eigentümlich gewundener Häufchen ablagert. Da er, wie auch die Sandmuschel, an unserer Wattenküste, die zur Ebbezeit trockenläuft, in Menge vorkommt, kann man die Spuren seiner Lebensweise hier gut beobachten. Als räumlich fernerliegendes Beispiel wollen wir nur noch die Sandkrabbe (Calappa) betrachten, die im Mittelmeere vorkommt. Bekanntlich haben die Krabben oder Taschenkrebse beiderseits

Abb. 282. Die Schamkrabbe (Calappa).
Die Pfeile geben die Richtung des Atemwasserstromes an (nach Hesse).

wie unser Flußkrebs eine Kiemenhöhle, in der die an den Grundgliedern der Beine befestigten Kiemen liegen. Im allgemeinen tritt das Atemwasser hinten in diesen Raum ein, um vorn wieder ausgestoßen zu werden. Bei Calappa (Abb. 282) und ihren Verwandten aber, die sich mit ihren gewaltigen Scherenbeinen in den Sand einwühlen, ist die Einfuhröffnung ebenfalls nach vorn verlegt, d. h. an den Körperteil, der aus dem Sande hervorragt. Das Wasser tritt hier durch Öffnungen ein und aus, die zwischen den fest an den Körper angepreßten Scherenbeinen und dem Vorderrande des Körpers übrigbleiben. Den erwähnten Beispielen ähnlich verhalten sich zahllose andere Tiere, vor allem auch zahlreiche Krebstiere, besonders Flohkrebse (Amphipoden). Um eine Vorstellung davon zu geben, in welchen Mengen solche Tiere auf beschränktem Raume auftreten können, sei das folgende Zählungsergebnis erwähnt. Man hat in der Lübecker Bucht 1 Quadratmeter Sandboden bis zu 30 cm Tiefe ausgehoben, und nicht weniger als 1750 Flohkrebse darin gefunden.

Je gröber der Sand ist, desto geringer ist das in ihm herrschende Tierleben. Kies und Geröll sind sogar ganz frei von Tieren, weil die durch das Wasser hin- und hergeworfenen Steine alle Lebewesen töten. Auch reiner Detritusschlamm, wo er in starken Schichten sich sammelt, ist dem Leben ungünstig, weil in ihm zu viel sauerstoffzehrende Substanz vorhanden ist. Wo sich aber Sandboden mit Detritus mischt, da pflegt ein reiches Tierleben zu herrschen. Was die Herkunft der Schlammablagerungen betrifft, so besteht ein großer Teil aus Stoffen, welche von den Flüssen dauernd ins Meer befördert werden. Die Flüsse sorgen dadurch, daß sie aus der Gesteinsverwitterung herrührende gelöste oder feinkörnige Stoffe zusammen mit organischem Detritus dem Meere zuführen, für eine sehr ergiebige Düngung des Meeres, die sich überall da, wo große Flüsse münden, in dem Reichtum an Organismen deutlich zu erkennen gibt. Da eine dauernde Ablagerung des

Abb. 283. An Felsen der Brandungszone lebende Schnecken. Unten rechts: Eine Käferschnecke (Chiton). Oben, links und Mitte: Napfschnecken und Spaltnapfschnecken (Patella und Fissurella). Unten: Ein keulenstachliger Seeigel (Heterocentrotus).

Schlammes erst in ruhigerem, d. h. tieferem Wasser möglich ist, zieht sich nahe dem Abfall der Kontinentalschollen zur Tiefsee eine Schlammbodenzone an den Kontinenten entlang, die infolge ihres Reichtums an niederen Tieren geradezu als Weideplatz für Dorsche, Heringe und viele andere Fische dienen.

Im unmittelbaren Bereich der Flußmündungen macht sich die Wirkung des Süßwassers bemerkbar, das sich hier mit dem Seewasser mischt und das sogenannte Brackwasser erzeugt. Infolgedessen mischt sich hier die Tierwelt aus Formen des Meeres und des Süßwassers. In den Tropen tritt unter solchen Verhältnissen der uns schon aus früherer Besprechung bekannte Mangrovewald auf, der in und auf den Schlammschichten zwischen seinen Stelzenwurzeln ein merkwürdiges Gemisch von Meeres-, Süßwasser- und Lufttieren beherbergt.

Wie die Flora des Felsbodens eine andere ist, als die des Sand- und Schlammbodens, so auch die Tierwelt. Zwar gibt es Tiere, welche wie die Seesterne und manche Krebse auf beiderlei Untergrund zu finden sind, aber im ganzen ist doch der Charakter der Bewohnerschaft ein besonderer, ob es sich nun um unbewachsenen Fels oder um tangbedeckten Boden handelt.

Da an den Felsküsten bedeutend mehr als an den flachen Sandküsten die Brandung sich bemerkbar macht, so haben die auf unbewachsenem Felsboden lebenden Tiere zu einem guten Teile das Bestreben, sich möglichst gut am Boden zu befestigen. — So verfahren z. B. die Strandschnecken (Littorina), die man in Massen zur Ebbezeit auch an den zum Schutze unserer Nordseeküste aufgeführten Kunstbauten aus Steinen oder aus Holz beobachten kann. Zu ihnen gesellen sich die Napf-

schnecken (Abb. 283) (Patella) und Spaltnapfschnecken (Fissurella, Abb. 283), sowie die Käferschnecken (Chiton, Abb. 283) mit ihrem gegliederten Panzergehäuse. Alle haben sich mittels ihrer Kriechsohle kräftig festgesogen. Außerdem ist ihr Gehäuse dickschalig und so gestaltet, daß es dem anprallenden Wasser nur geringe Angriffsfläche bietet. Dergleichen Tieren reihen sich nun diejenigen an, welche sich dauernd befestigen, also das Umherwandern aufgeben und seßhaft werden. Dafür bieten unter den Muscheln die Miesmuschel (Mytilus) und die Auster (Ostrea) naheliegende Beispiele. Das Verfahren der Befestigung ist bei beiden noch wieder sehr verschieden. Während die Miesmuschel, die wegen ihrer häufigen Ansiedlung an Holzwerk auch Pfahlmuschel heißt, sich mit hornähnlichen Fäden befestigt, die ihrer Byssusdrüse entstammen, heftet die junge Auster sich mit einer ihrer Schalen unmittelbar am Gestein fest. Im übrigen sind die Muscheln mit ihrem seitlich abgeplatteten Fuße die gegebenen Bewohner des losen Sand- und Schlammbodens, während die Schnecken durch ihre meist horizontal abgeplattete Kriechsohle auf zusammenhängende Unterlage angewiesen sind.

Auch unter den Krebstieren begegnet man festsitzenden Tieren, nämlich den Rankenfüßern: Entenmuscheln (Lepas) und Seepocken (Balanus), einer Gruppe, die uns schon bei Besprechung der Abstammungslehre beschäftigt hat. Am besten sind die Seepocken mit ihrem kurz-röhrenförmigen Gehäuse der Brandungszone angepaßt. Aber auch Tiere ohne schützende Skelettbülle können, wenn nur ihre Organisation im übrigen eine günstige ist, hier aushalten. Das beweisen zahlreiche Seerosen (Aktinien) der Brandungszone, wie Actinia equina, die z. B. Helgolands Felsen mit ihrer prachtvoll grün- oder rotgefärbten Körpern verziert. Die Tiere haben zu Zeiten allzuheftigen Seeganges die Möglichkeit, sich zu einem halbkugeligen Körper zusammenzuziehen, an dem die anprallenden Wassermassen abgleiten.

Daß daneben viele Tiere sich auch Verstecke hinter Felsvorsprüngen und in Felsspalten wählen, mag erwähnt werden, um uns zu einem noch weitergehenden Verfahren überzuleiten, nämlich dem des Sicheinbohrens. Es ist erstaunlich zu sehen, daß eine Reihe von Tieren es fertig bringt, diese Methode, die für den Sandbewohner ja so nahe liegt und so leicht ausführbar ist, auch auf Felsboden anzuwenden. Es gibt freilich bedeutend weniger Felsbohrer als Sandbohrer, und sie wählen sich im allgemeinen auch nur weicheres Gestein, wie Kalkstein und Tonsandstein. Am bekanntesten sind wohl die Bohrmuscheln, die aber eine stammesgeschichtlich ganz uneinheitliche Gruppe bilden und uns wiederum ein treffliches Beispiel konvergenter Anpassung bei wenig verwandten Tieren bieten. Außer der Familie der echten Bohrmuscheln (Pholadiden), zu der auch der Schiffsbohrwurm gehört, bohren auch manche Klaffmuscheln (Myidea), wie z. B. der Felsenbohrer (Saxicava), Venusmuscheln (Veneriden), sowie die zu den Miesmuscheln (Mytiliden) gehörigen Dattelmuscheln (Lithodomus). Der Schiffsbohrwurm (Taf. XXI) gehört ja im Grunde nicht mit in diese Zusammenstellung, weil er ein Holzbohrer ist, der an Deichbauten und Holzschiffen großen Schaden angerichtet hat. Aber seiner Lebensweise nach schließt er sich doch unmittelbar an die übrigen Beispiele an. Außer den Muscheln haben auch mehrere andere Tiergruppen Felsbohrer erzeugt, so die Bohrschwämme (Vioa), die in der Unterlage, auf der sie wachsen, Kanäle aushöhlen (Taf. XXI), mehrere Borstenwürmer, und selbst Seeigel. Die Löcher solcher Felsbohrer stehen oft

dicht nebeneinander. Der enge Eingang zu der sich erweiternden Höhle oder Röhre, in der die Muscheln und Seeigel sitzen, zeigt, wie schon die jungen Tiere hier an Ort und Stelle eindrangen und bei weiterem Wachstum ihre Wohnhöhle erweiterten und vertieften.

Außer den typischen Brandungsformen, mit denen wir unsere Betrachtungen begannen, und den zuletzt besprochenen Bohrern finden wir auf Felsboden noch zahlreiche andere festsitzende Tiere. Hier sind zu nennen: die Schwämme, die zierlichen Hydroidpolypen, die Moostiere (Bryozoën), die Röhrenwürmer (Serpuliden) mit ihren kalkigen Wohnröhren (Taf. XXI) und die Manteltiere (Aszidien). Denn sie alle brauchen festen Untergrund. Wo der Fels mit Tang bewachsen ist, bietet dieser vielen von ihnen beste Gelegenheit zur Ansiedlung, und oft finden wir die Tangsprosse über und über mit den feinen Stöckchen der Hydroidpolypen, mit Moostierkrusten, mit kleinen posthornförmig gestalteten Wurmröhrchen (Spirorbis, Abb. 279) usw. bedeckt. In den Tangwäldern aber treiben sich dann zahllose Taschenkrebse umher, unter anderm jene Arten, die wir bei Besprechung des merkwürdigen Maskierungsinstinktes erwähnten, die also abgerissene Tangstücke oder gar einen Schwamm oder einen Seestern über sich halten, um sich zu verbergen.

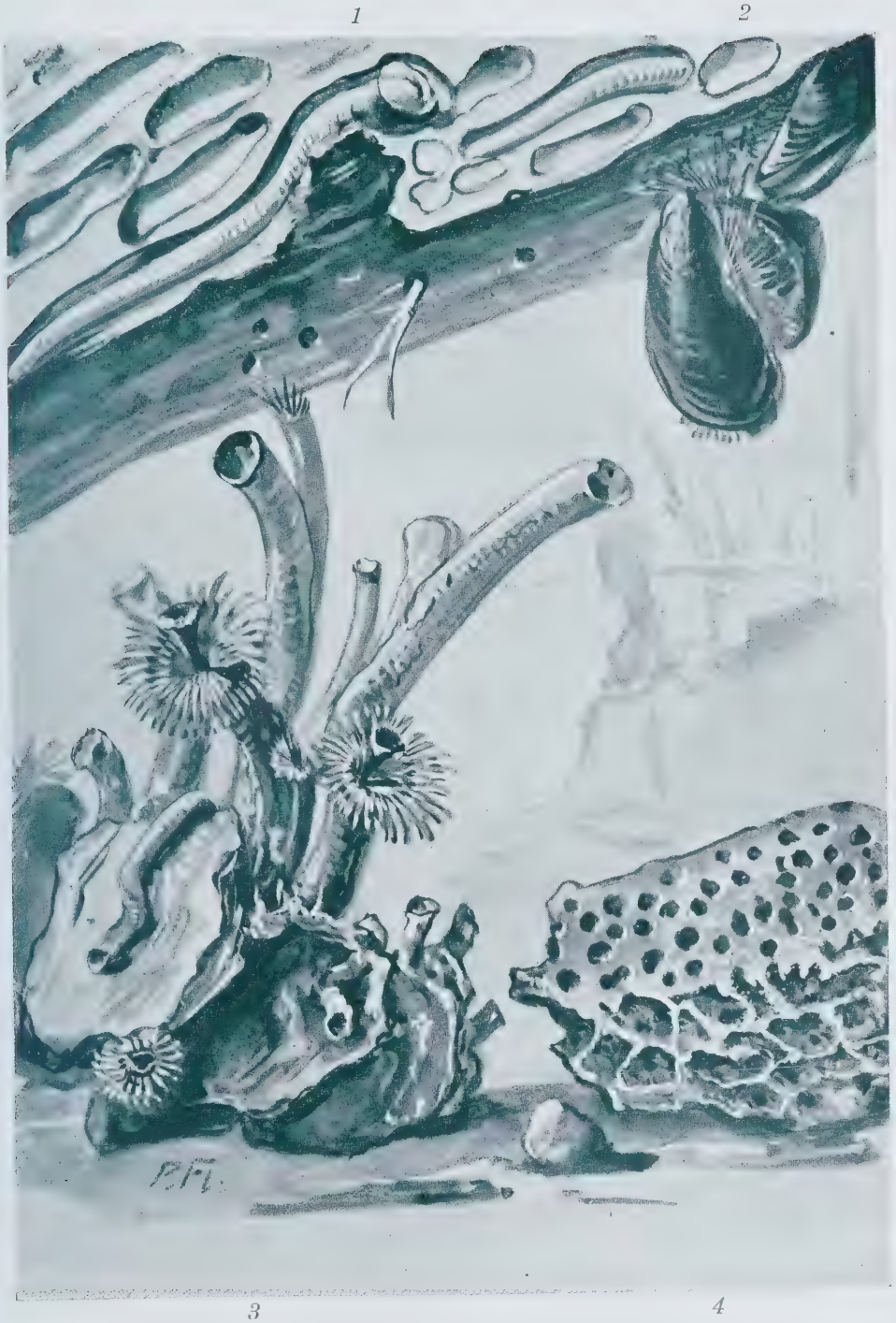
Der Felsboden bietet stellenweise auch die Möglichkeit zur Entwicklung von Muschelbänken, z. B. Austernbänken und Perlmuschelbänken, obwohl diese Tiere vielfach sich auch für ihre Ansiedlung mit zerstreut auf dem Sand- und Schlammboden liegenden Steinen begnügen. Unter Umständen heftet sich dann eine Muschel an die andere an, und es entstehen geradezu Riffe, die aus den Schalen der Muscheln und den Resten der zahlreichen Mitbewohner bestehen, oben lebende Tiere tragend, in tieferen Schichten die Überreste früherer Generationen. Während die Austernbänke (Ostrea edulis und andere) Erscheinungen der gemäßigten Meere sind, gehören die Perlmuschelbänke (Margaritifera) den Tropenmeeren an. Sie unterscheiden sich von den Austern unter anderm dadurch, daß die Schalen nicht durch kohlensauren Kalk miteinander verbunden, sondern mit Byssusfäden befestigt sind.

Als eine der wichtigsten Erscheinungen des felsigen Untergrundes sind schließlich noch die Korallen und Korallenriffe (Taf. IV) zu besprechen. Korallen sind durchweg Bewohner der warmen Meere, finden sich z. B. schon im Mittelmeere in Gestalt der Edelkoralle (Corallium rubrum) und der schönen Sternkoralle (Astroides) Aber zu üppiger Entwicklung und zur Bildung von Korallenriffen kommt es erst, wenn die Wassertemperatur 21° C überschreitet. Solche Wärmebedingungen sind aber nur in den tropischen Meeren vorhanden, und auf sie beschränken sich deshalb auch die Korallenriffe. Nächst der Wärme bedürfen die Korallen des Lichtes, und zwar wegen der massenhaft in ihrem Körper kultivierten Algen (Zooxanthellen), denen die Korallenpolypen übrigens auch ihre lebhafte Färbung zum guten Teile verdanken. Auch ein Mindestsalzgehalt des Wassers ist für die Korallen notwendig. Infolgedessen sind sie gegen einströmendes Flußwasser empfindlich, fehlen z. B. im Mündungsgebiet des Amazonenstromes, während sich sich an Erhöhung des Salzgehaltes, wie im Roten Meere, bestens anzupassen verstehen. Schlamm und Sand sind für die Korallen gefährliche Feinde. Darum fehlen sie in der Nähe tätiger Vulkane, durch deren häufige Aschenregen sie vernichtet oder ferngehalten wurden.

Eine weitere notwendige Lebensbedingung ist ein gewisser Grad der Wasserbewegung, die ihnen Nahrung und Sauerstoff zuführt. Von der Wachstumsgeschwindigkeit der Korallen gibt die folgende Beobachtung einen Begriff. Auf dem Rumpf eines vor 64 Jahren gescheiterten Schiffes fand man einen Porenkorallenstock (Madrepora) von 5 Metern Durchmesser, woraus sich ein durchschnittlicher Jahreszuwachs von 39 Millimeter ergibt. Hierbei handelt es sich um Oberflächenwasser, in größerer Tiefe ist das Wachstum langsamer, auch nimmt der Umfang der Korallenstöcke mit dichterer Verzweigung langsamer zu als bei lockerem Wuchs. Jedenfalls ist aber das Wachstum der Korallen unter günstigen Umständen ein sehr starkes, woraus sich auch die erdgeschichtliche Bedeutung dieser Tiergruppe, auf die wir noch zu sprechen kommen, erklärt. Sehr groß ist auch ihre Artenfülle; als Beispiel dafür sei nur erwähnt, daß allein aus dem Roten Meere etwa 130 Arten bekannt sind.

Fassen wir den Begriff der Korallentiere im weitesten Sinne (Taf. IV), so gehören zu ihnen schon die vollkommen skelettlosen Seerosen, die wir als Felsbewohner ja bereits kennen lernten. Sie sind auf der Stufe des einzellebenden Tieres stehen geblieben. Ihre Verwandten aber sind, indem sie neben der Erzeugung von Eiern auch Knospung und Teilung in den Dienst der Vermehrung gestellt haben, zur Tierstockbildung fortgeschritten, und zeichnen sich nun durch jene prächtigen und mannigfaltigen Skelettbildungen aus kohlensaurem Kalk aus, die als „Korallenstöcke" allgemein bekannt sind. Als Riffbildner sind besonders wichtig die Porenkorallen (Madreporiden), die sich durch ein von Poren durchsetztes Skelett und meistens sehr kleine Polypen auszeichnen. Außer den sich an die Seerosen anschließenden Korallenformen von meistens sechsstrahligem Bau, die wir als „Steinkorallen" zusammenfassen können, gibt es jedoch noch eine durch abweichenden Bau des Weichkörpers und des Skeletts ausgezeichnete Gruppe: die der achtstrahligen Korallen. Obwohl sie als Riffbildner nicht in Frage kommen, sind sie als Bewohner felsigen Bodens doch ebenfalls hier zu nennen. Es gibt auch in dieser Gruppe Formen, die fast ganz skelettlos bleiben. Meistens aber erzeugen sie ein Achsenskelett und ein durch Verkalkung der umgebenden Weichteile entstandenes Rindenskelett. Hierher gehört die vorhin schon erwähnte Edelkoralle (Corallium rubrum), deren rotes Kalkachsenskelett zur Herstellung von Schmuck dient, und die an den Küsten von Algier, Korsika, Sardinien und bei den Kap-Verdischen Inseln in etwa 100 m Tiefe die bekannten Korallenbänke bildet. Bei den meisten ihrer Verwandten ist das Achsenskelett jedoch hornig; infolgedessen sind solche Korallenstöcke biegsam, und in ihrem Aussehen erinnern die trockenen Skelette besonders stark an Pflanzen. Manche dieser Formen steigen bis in die Tiefsee hinab, viele sind aber auch Korallenriffbewohner und treten besonders auf den westindischen Korallenriffen in Massen auf.

Die Riffkorallen gehen mit ihren Ansiedlungspunkten nach unten nicht über 40—60 m hinaus, da sie in größeren Tiefen, vor allem wohl des Lichtmangels wegen, nicht mehr gedeihen. Darum sind die Schelfgebiete der Kontinente einer ihrer bevorzugten Wohnplätze. So begleiten Saumriffe viele tropischen Küsten derart, daß man zur Ebbezeit vom Ufer unmittelbar die Riffe betreten kann, die dann mit ihrer Oberfläche vielfach das Wasser überragen. Wallriffe unterscheiden sich von den Saumriffen dadurch, daß zwischen ihnen und der Küste eine freie Wasserfläche



Festsitzende und bohrende Meerestiere.

1 Vom Schiffsbohrwurm zerstörtes Holz, angeschnitten, um die Tiere zu zeigen. 2 Miesmuscheln, mit Byssusfäden befestigt. 3 Röhrenwürmer (Serpula) mit ihren Spiralkiemen aus den Kalkröhren schauend. 4 Vom Bohrschwamm durchlöcherter Kalkstein.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

von wechselnder Breite befindet. Das großartigste Beispiel dafür bildet das 1900 Kilometer lange australische Barriereriff, das 38 bis 150 km von der Ostküste entfernt emporsteigt. Die merkwürdigste Form der Korallenriffe sind die Atolle, ring- oder hufeisenförmige, nicht selten unterbrochene Riffe. Nach Darwins Annahme sind solche Gebilde aus den Saum- und Wallriffen versunkener Inseln entstanden. Es ist aber wahrscheinlich, daß manche von ihnen auch unabhängig von Senkungen sich auf unterseeischen Erhebungen dadurch gebildet haben, daß die infolge mangelhafter Ernährung absterbenden inneren Teile eines etwa scheibenförmigen Riffes der Erosion erlegen sind, so daß nur die Randteile, die nunmehr eine „Lagune" einschließen, übrigblieben. Diese Bemerkungen mögen genügen, um uns wenigstens in groben Umrissen ein Bild von der wunderbaren aufbauenden Tätigkeit der tropischen Riffkorallen zu geben. Daß das Tierleben des Meeres auf diese Weise schließlich auch den Boden bereitet hat für Landpflanzen, Landtiere und sogar für den Menschen, daß also aus Korallenriffen vielfach Koralleninseln geworden sind, mag als allbekannt nur kurz erwähnt werden. Ebenso müssen wir über die Bedeutung der Korallen in älteren Perioden der Erdgeschichte hier mit der Bemerkung hinweggehen, daß die Korallen wie heute, so auch schon seit uralter Zeit zu den wichtigsten kalkspeichernden Tieren des Meeres gehört haben und damit erfolgreiche Gesteinsbildner waren. Ist doch z. B. ein Teil des Dolomits der europäischen Alpen nichts als Korallenkalk aus der Triaszeit.

Herrscht schon in den Tangwäldern der Schelfgebiete gemäßigter Breiten ein reiches Leben, so ist begreiflich, daß es sich im Schutze der verästelten Korallenbäume und unter dem Einflusse tropischer Wärme zu verwirrender Fülle steigern kann. Es gibt kaum eine benthonische Tiergruppe, die nicht auf den Korallenriffen vertreten wäre. Da siedeln sich zunächst neben den eigentlichen Riffbildnern und auf ihnen zahllose andere Korallen an, die mehr Bewohner als Bildner der Riffe sind. In Mengen treten zwischen ihnen die schönen Seerosen (Aktinien) auf, ferner die schon besprochenen Rindenkorallen (Gorgoniden), sowie zahllose Schwämme. Dann kommen die vielen Moostiere, Manteltiere und Muscheln hinzu. Röhrenwürmer beteiligen sich sogar manchmal ganz nennenswert am Aufbau des Riffkalkes. Endlich die Schar der beweglichen Tiere, welche hier in Massen Schutz und Nahrung suchen und finden, die Seeigel, Seesterne, Würmer, Schnecken, Krebse und Fische, nicht zu vergessen die Pflanzenwelt in Gestalt der Algen und Tange, darunter auch die Kalkalgen, die stellenweise nicht unbedeutenden Anteil an der Riffbildung haben. Alles in allem enthüllt sich uns in der Lebensgemeinschaft des Korallenriffs ein Bild des Naturlebens, das man nach seinem Reichtum mit der Fülle des tropischen Regenwaldes vergleichen kann.

2. Das Pelagial und seine Bewohner.

Obwohl wir von den Bodenbewohnern bisher nur die der Schelfgebiete und der unterseeischen Erhebungen betrachtet haben, müssen wir jetzt unter vorläufiger Übergehung der Tiefsee doch zuerst einen Blick auf das Freiwassergebiet (das Pelagial) werfen. Wir sahen schon, daß seine Bewohnerschaft sich in zwei große Gruppen gliedern läßt: in das Plankton oder die Schwebe

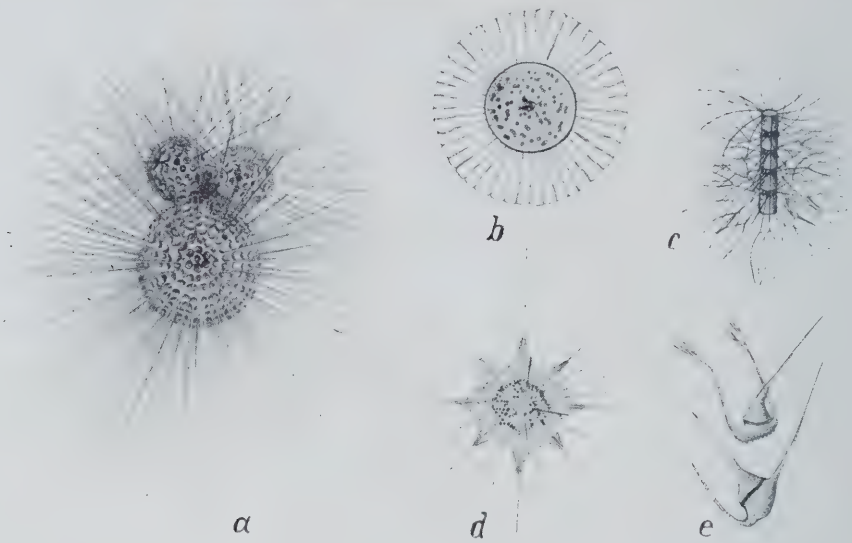


Abb. 284. Schwebeeinrichtungen einzelliger Planktonwesen (nach Steuer).
a Globigerina bulloides mit langen Stacheln, b Planktoniella mit dünner Randverbreiterung, c Bacteriastrum mit Stacheln, d Acanthometron mit Stacheln und ausspannbarem Gallertmantel, e Ceratium mit stachelartigen Fortsätzen.

organismen und das Nekton oder die Schwimmer. Es wurde auch schon darauf hingewiesen, und es wird später bei der Erörterung der Ernährungsbeziehungen der Tiere noch mehr im Einzelnen dargestellt werden, daß die Planktonorganismen mit pflanzlicher Ernährungsweise die Urnahrung des Meeres bilden. Lohmann, dem wir sehr sorgfältige quantitative Untersuchungen des Planktons verdanken, hat einmal in der Kieler Bucht festgestellt, wie das Zahlenverhältnis der einzelligen Tiere und Pflanzen zu den mehrzelligen Tieren (Metazoen) des Planktons ist, und er hat das wichtige Ergebnis erhalten, daß auf 1 Metazoon 1000 einzellige Tiere und nicht weniger als 7000 einzellige Wesen von pflanzlichem Ernährungscharakter kamen. Auf Grund solcher Zählungen, deren Ergebnis im großen und ganzen auch anderwärts zutrifft, erhält man eine Vorstellung von den Ernährungsmöglichkeiten innerhalb der Gruppe der Planktonorganismen, wobei als leitender Grundsatz natürlich die Regel gilt, daß das Kleine vom Größeren und dieses schließlich vom Größten verzehrt wird, bis endlich das Plankton wieder im Magen des Nektons, vor allem also der Fische und Wale, sein Dasein beendet.

Hier ist nun der Ort, um einer ganz bezeichnenden Eigentümlichkeit des Planktons zu gedenken, nämlich der Schwebevorrichtungen. Es ist eine sehr auffallende Erscheinung, daß zahlreiche Planktonorganismen mit langen Borsten und Stacheln besetzt sind, die, ins Wasser hineinragend, die Oberfläche des betreffenden Wesens und damit die Reibung am Wasser stark vergrößern und folglich die Sinkgeschwindigkeit verlangsamen. Schon Einzellige wenden diese Methode an (Abb. 284). Unter den pflanzlichen Organismen sind die Kieselalgen (Diatomeen) und die zu den Peridineen gehörigen Ceratium-arten zu nennen. Unter den Urtieren seien die Globigerinen hervorgehoben, deren kuglige Kalkwohnkammern mit zahl-

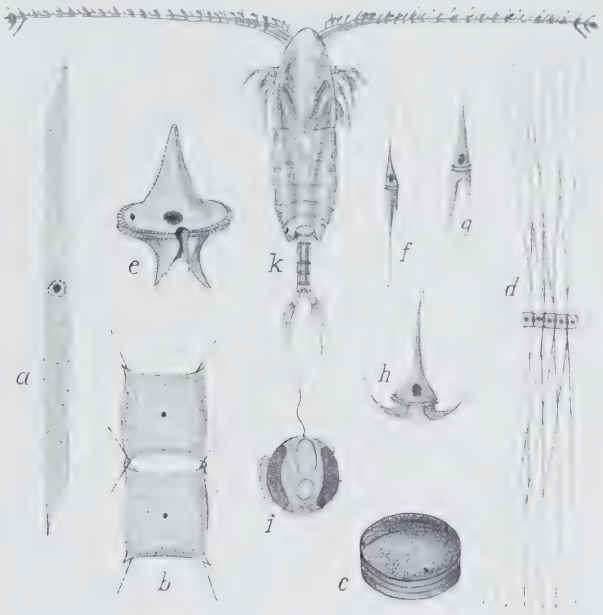


Abb. 285. Einige Planktonorganismen der Nordsee:
a—d Kieselalgen (Diatomeen), e—h Peridineen, i Kalkflagellat (Coccolithophoride: Pontosphaera), k Spaltfußkrebs (Calanus). a Rhizosolenia, b Biddulphia, c Coscinodiscus, d Chaetoceras, e Peridinium, f—h Ceratium-Arten.

losen Kalkstacheln bedeckt sind. Auch die langen Kieselstacheln planktonisch lebender Radiolarien gehören hierher. Zahlreich sind auch die niederen Krebse und Krebslarven, die sich des gleichen Mittels bedienen, obwohl wir es hier ja freilich schon mit einer Tiergruppe von verhältnismäßig starker Eigenbewegung zu tun haben. Oft sind es auch andersgestaltete Fortsätze, die den „Formwiderstand" erhöhen, z. B. plattenförmige Auswüchse oder der ganze Körper erfährt eine Abplattung, wie bei vielen Krebslarven, bei denen dann lange Beine eine ähnliche Bedeutung haben wie die Borsten bei anderen Schwebetieren. Neben diesen besonders auffälligen Formanpassungen ist noch die starke Streckung zu nennen, die der Körper mancher Planktonorganismen erfahren hat, und die natürlich ebenfalls eine Oberflächenvergrößerung bedeutet. Vor allem aber ist die Verminderung des spezifischen Gewichtes eine ganz hervorragendes Schwebemittel. Am einfachsten erfolgt diese Verminderung durch Ausbildung einer sehr wasserreichen, unter Umständen geradezu gallertigen Körpermasse, wie wir sie bei den Quallen (Medusen), aber auch bei Urtieren, z. B. bei dem bekannten Leuchttierchen, finden. Manche Radiolarien spannen sogar mittels feiner Muskelfasern zwischen ihren Stacheln einen wasserreichen Gallertmantel aus. Häufig wird auch das Übergewicht durch Anhäufung von Öltropfen vermindert, nämlich bei Kieselalgen, Peridineen und Spaltfußkrebsen und in den treibenden Fischeiern. Durch alle diese Mittel, zu denen in vielen Fällen noch ein gewisser Grad von aktiver Ortsbewegung hinzukommt, sind die meisten Planktonwesen ihrer schwebenden Lebensweise hochgradig angepaßt (Abb. 285).

Daß auch das Nekton von solchen Mitteln zur Verlangsamung des Sinkens Gebrauch macht, ist nicht weiter verwunderlich, denn diese Verlangsamung erleichtert den Schwimmtieren das Verbleiben in bestimmten Wasserschichten und erspart ihnen Muskelkraft. Schon die meist gestreckte Körperform der Fische ist aus diesem Grunde günstig, obwohl eine andere Bedeutung derselben in dem erleichterten Durchschneiden des Wassers liegt. Natürlich erhöhen auch die paarigen Flossen, von ihrer sonstigen Bedeutung abgesehen, den Formwiderstand beim Sinken. Bezeichnend ist, daß auch andere Schwimmtiere, wie manche Tintenfische, von der Ausbildung flossenartiger Verbreiterungen des Körpers Gebrauch machen. Ein weiteres, sehr wichtiges Mittel zur Erleichterung des Schwimmdaseins ist sodann die bei vielen Fischen entwickelte Schwimmblase, dieser merkwürdige, mit Luft gefüllte Anhang des Vorderdarms, der bei anderen Wirbeltieren schließlich zur Lunge geworden ist. Durch sie wird das spezifische Gewicht eines solchen Fisches so stark vermindert, daß ein toter Schwimmblasenfisch, wie bekannt, zur Wasseroberfläche gezogen wird, während ein Fisch ohne Schwimmblase untersinkt. Durch einen schwachen Muskeldruck auf die Blase kann der lebende Fisch jedoch sein spezifisches Gewicht so regeln, daß es dem Wasser annähernd gleich ist. Außerdem können Fische, welche an der Blase einen offenen Luftgang haben, sich dem wechselnden Außendrucke — bei Tiefenwanderungen — dadurch anpassen, daß sie Luft aus der Schwimmblase herauspressen oder aus dem Blute die Luftmenge der Blase vermehren. Fische ohne Luftgang bewirken das Gleiche allein mit Hilfe des Blutes.

Zu solchen Schwebeanpassungen, die das Nekton mit dem Plankton gemeinsam hat, kommt nun besonders bei den höherstehenden Schwimmtieren vielfach noch eine Körpergestalt, welche darauf abzielt, den Widerstand beim Schwimmen möglichst zu vermindern, indem alle Fortsätze und Vorsprünge des Körpers vermieden oder so eingerichtet werden, daß sie dem Körper angelegt werden können, und indem der Körper selbst eine Form annimmt, deren Endziel man treffend als die „Torpedoform" oder auch als „Unterseebootform" bezeichnet hat, eine Bezeichnung, in der allerdings ein wenig menschliche Überhebung steckt, denn die Natur ist es ja, die uns durch die Gestalt der Fische und Wale den Weg für die richtige Gestaltung der genannten Dinge gewiesen hat. Es ist gewiß recht bezeichnend für die starke Wirkung der äußeren Lebensbedingungen auf den Tierkörper, gleichgültig, ob man sie sich nun mittelbar oder unmittelbar wirkend denkt, daß so verschiedene Wesen, wie die zu den ursprünglichen Wassertieren gehörigen Fische und die erst nachträglich wieder zum Wasserleben übergegangenen Meeressäugetiere bezüglich der Körpergestalt schließlich so sehr einander nähern, daß der Laie die Wale ja geradezu als „Walfische" bezeichnet.

Was nun die Zusammensetzung der Tierwelt des Pelagials betrifft, so ist sie in vieler Beziehung anders als die des Benthals, denn offenbar hat eine ganze Reihe von Tiergruppen keine Möglichkeit zur Anpassung an das Schwimmen und Schweben gefunden. Da sind zunächst die Schwämme zu nennen. Ferner fehlen, von ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen, die verschiedenen Polypenformen der Pflanzentiere sowie die Stachelhäuter, also die Seeigel, Seesterne und Seewalzen. Selbst die Würmer sind nicht besonders reichlich vertreten. Von den Weichtieren fehlen die Muscheln fast ganz, während die Schnecken zwei besondere

pelagische Gruppen ausgebildet haben, nämlich die Kielfüßer (Heteropoden) und Flügelschnecken (Pteropoden). Die Seescheiden, Armfüßer und Moostiere wieder sind ganz vom Pelagial ausgeschlossen.

Auf der anderen Seite gibt es eine ganze Reihe rein oder fast rein pelagischer Tiergruppen, von denen als Planktonwesen die Radiolarien, Quallen (Medusen), Röhrenquallen, Rippenquallen, Pfeilwürmer, Kielfüßer, Flügelschnecken und Salpen genannt seien. Von den Krebsen sind besonders die niederen Gruppen, in erster Linie die Spaltfüßer (Kopepoden), am Plankton beteiligt, obwohl auch höhere Formen in großer Zahl hinzukommen. Der Masse nach stehen die Krebstiere im Plankton jedenfalls an erster Stelle. Im Nekton gehören die Fische und Tintenfische zu den wichtigsten Bestandteilen.

Wenn wir die Stachelhäuter und andere Tiergruppen als nichtpelagisch bezeichneten, so bedarf das nun aber insofern einer Einschränkung, als eine sehr große Zahl benthonischer Tierformen im Jugendzustande pelagisch lebt. Die Larven der Stachelhäuter machen ihre ganze, 20 bis 60 Tage dauernde Metamorphose als Planktonwesen durch. Viele bodenbewohnende Krebse erzeugen pelagische Larven, die ebenfalls etwa einen Monat lang dem Plankton angehören. Die Larven der Aktinien, Korallen, Ringelwürmer und Schnecken schließen sich ihnen mit einem Planktonleben von kürzerer Dauer an. Für die betreffenden Tierarten bedeutet dieses Jugendleben die Zeit der Verbreitung über größere Meeresgebiete, wobei Meeresströmungen und Eigenbewegung der Larven die Verbreitungsmittel sind.

3. Die Tiefsee und ihre Bewohner.

Wenn wir jetzt zur Tiefsee hinabsteigen, so wird unsere erste Aufgabe sein, uns die eigenartigen Lebensbedingungen dieses Gebietes klar vor Augen zu stellen, um daraus die Eigenart ihrer Bewohner zu verstehen. Denn die Zeiten sind vorüber, wo man das Meer mit Fabelwesen aller Art bevölkerte. Heute stehen auch unsere Vorstellungen von dem Leben in den Tiefen der Weltmeere, dank der seit etwa 50 Jahren eifrig betriebenen Tiefseeforschung, auf dem gesicherten Boden der Beobachtung, wenn auch noch manche Lücke auszufüllen bleibt.

Drei Merkmale sind es, die an erster Stelle als charakteristisch für die Tiefsee zu gelten haben: das Fehlen des Sonnenlichtes; die gleichmäßige, Schwankungen kaum unterworfene, aber tiefe Temperatur — im Atlantischen Ozean etwa $+2^0$ C — und die Bewegungslosigkeit der Wassermassen der Tiefe, soweit sie nicht etwa regelmäßiger Strömung unterworfen ist. Die bedeutsamste dieser Bedingungen ist ohne Zweifel das Fehlen des Sonnenlichtes, dessen Ursache ja bereits von uns betrachtet wurde. Das damit naturgemäß zusammenhängende Fehlen „autotrophen" Pflanzenlebens in der Tiefe hat lange Zeit die Ansicht begünstigt, daß die Tiefsee überhaupt ohne Leben sei. Heute wissen wir jedoch, daß in der Tiefsee ein Tierleben herrscht, das zwar an Reichtum nicht mit dem Leben im Bereiche des Lichtes zu vergleichen ist, das aber im ganzen auch nicht etwa arm genannt werden kann. Fragt man nun nach den Nahrungsquellen dieser Tiefseefauna, so bleibt keine andere Annahme übrig, als daß es der aus den oberen Schichten langsam niedersinkende, hauptsächlich aus abgestorbenen, niederen Organismen

sowie Exkrementen bestehende „organische Regen" ist, der hier in der Tiefe das Leben erhält. Dabei ist gewiß von Bedeutung, daß die nach der Tiefe zu ständig abnehmende Temperatur die Zersetzung dieser Nährstoffe außerordentlich verlangsamt. Am dichtesten ist dieser Nahrungsregen in der Nähe der Küsten, weil hier die pelagische Tierwelt besonders reich ist, und weil die Zufuhr von Nahrung durch die Flüsse hinzukommt. Deshalb ist auch hier die Bodentierwelt sowie das Plankton und Nekton der Tiefe bedeutend reicher als fern von den Küsten. Am ärmsten sind die küstenfernen Tiefen von mehr als 4500 m, aus denen das Schleppnetz immer nur wenige Tiere heraufbringt. Es ist ja auch nicht zu vergessen, daß, je größer der Weg ist, den die sinkende Nahrung zurückzulegen hat, desto mehr die Wahrscheinlichkeit wächst, daß sie beim Sinken bereits von pelagischen Tieren mittlerer Schichten zurückgehalten wird.

Wollen wir uns nun ein Bild von dem Leben der Tiefsee machen, so müssen wir zunächst noch ihre Bodenverhältnisse kennen. Felsboden gibt es im tiefen Wasser nur wenig, und zwar nur dort, wo starke Strömungen in die Tiefe gehen und Ablagerungen verhindern. Im allgemeinen ist der Felsboden jedoch von losen Ablagerungen verhüllt. Teils stammen diese vom Festlande und bestehen aus winzigen Gesteinstrümmern, teils sind es die Überreste pelagischer Organismen. In tropischen und subtropischen Gegenden überwiegen kalkige Ablagerungen, in denen entweder die Gehäuse der Globigerinen oder die Kalkschalen der Flügelschnecken (Pteropoden) vorherrschen. Man spricht dann von Globigerinenschlamm und Pteropodenschlamm. Der erstere bedeckt etwa 29 v. H. des gesamten Meeresbodens und ist z. B. auch im nördlichen Atlantischen Ozean der herrschende. In polaren Gebieten sind die Ablagerungen dagegen hauptsächlich kieselsäurereich, und es wiegen die Diatomeen oder die Radiolarien vor. In den größten Tiefen fehlen diese Ablagerungen, und zwar, wie man annimmt, deshalb, weil unter dem hohen, dort herrschenden Druck der kohlensaure Kalk und die Kieselsäure gelöst werden. Hier findet sich ein roter Ton, der wahrscheinlich durch Zersetzung vulkanischen Materials entstanden ist, und der am stärksten im Stillen Ozean entwickelt ist.

Zahlreiche Bodentiere der Tiefsee leben nun auf Kosten der Nährstoffe dieser Schlammschichten. Da sind zunächst die Foraminiferen zu nennen. Ihnen reihen sich als Schlammfresser die Stachelhäuter an, z. B. die Seewalzen, die man als die häufigsten Tiefseetiere bezeichnen kann. Dazu kommen Schnecken, Muscheln, Taschenkrebse, Garnelen, Flohkrebse und Asseln. An seßhaften Tieren sind zu nennen: Schwämme, Hydroidpolypen, Rindenkorallen, Aktinien, Haarsterne, Röhrenwürmer, Rankenfüßer und Armfüßer, die mit ihren Strudelorganen den noch schwebenden Detritus heranholen. Die Schwimmtiere der Tiefe, also Fische und Tintenfische, haben räuberische Lebensweise. Bei den Fischen trifft man gewaltige Mäuler, starke Fangzähne, Kehlsäcke zur Aufnahme der Beute oder einen sehr dehnbaren Magen, der durch große Beutestücke bruchsackartig vorgewölbt werden kann.

Eine auffällige Eigenschaft mancher Tiefseetiere ist die Zartheit ihrer Skelettbildungen. In einigen Fällen ist sie deutlich die unmittelbare Folge eines Mangels an Skelettstoffen. Sie steht aber auch mit der schon erwähnten Bewegungslosigkeit des Wassers der Tiefe in Zusammenhang. Nur hier können überhaupt Tiere mit

so leicht zerbrechlichem Skelette bestehen, wie es z. B. gewisse Kieselschwämme der Tiefsee (Abb. 286) besitzen. Alle Tiefseetiere weisen im Vergleich zu den Tieren des flachen Wassers, ganz besonders aber der Brandungszone, eine überaus geringe Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen auf, sind also Stillwassertiere, die in stärker bewegtem Wasser überhaupt nicht lebensfähig sein würden.

Abb. 286. Ein Schwamm (Regadrella) der japanischen Stillwassertiefen mit sehr zerbrechlichem Kieselskelett.

Sehr auffallend ist das häufige Auftreten roter Farben in der Tiefsee. Hier treffen wir rote Hydroidpolypen, leuchtendrote Aktinien, Seesterne von lachsroter, orangeroter oder hochroter Färbung, rote Tintenfische und rote Krebse. Daneben sind braune, violette und schwarze Farbentöne häufig, z. B. bei einigen Foraminiferen. Auch Fische sind oft dunkelviolett bis schwarz, und wenn verwandte Arten — oder auch dieselbe Art — gleichzeitig in tiefem und weniger tiefem Wasser leben, so sind die Tiere aus höheren Schichten heller. Glashelle Tiere, wie sie im durchleuchteten Plankton so zahlreich sind, kommen ebenfalls vor, aber doch anscheinend bedeutend seltener. Da bei den Bodentieren auch vollständige oder annähernde Farblosigkeit wie bei vielen Höhlenbewohnern, z. B. dem Olm, beobachtet wird, so ist man früher geneigt gewesen, die Höhlentiere und Tiefseetiere zu parallelisieren. Doch tritt ohne Frage in den roten, violetten und schwarzen Hautfärbungen der letzteren ein sehr bedeutender Unterschied zutage. Worin liegt nun die Ursache für dieses andere Verhalten? Sollte die Tiefsee doch nicht so lichtlos sein, wie es den Anschein hat und sollten die dunklen Farben jener Tiere gar Schutzfarben sein? Tatsächlich sind ja schon in 50 m Tiefe, wie Tauchversuche im Mittelmeer gezeigt haben, die roten Strahlen des Tageslichtes so völlig absorbiert, daß rote Flächen dort schwarz erscheinen.

Damit kommen wir auf eine der merkwürdigsten Erscheinungen der Tiefsee, auf die Lichtentwicklung der Tiere, die hier viel häufiger ist als in den oberen Schichten des Meeres, denn es gibt in der Tiefsee wohl kaum eine einzige größere

Tiergruppe, die nicht Leuchttiere umfaßt. So hat man gefunden, daß nicht weniger als 44 v. H. der aus Tiefen von mehr als 900 m stammenden Fische leuchten. Manchmal ist das Licht gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt, wahrscheinlich hervorgerufen durch leuchtende Schleimmassen, die aus Hautdrüsen stammen.

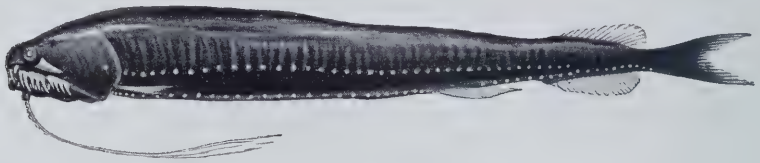


Abb. 287. Tiefseefisch (Echiostoma) mit Reihen von Leuchtorganen.

Meistens aber treten besondere Leuchtorgane auf, die oft sogar abgeblendet werden können, oder nur auf einen bestimmten Nervenreiz hin in Tätigkeit treten (Abb. 287).

Über die Bedeutung dieser Lichtentwicklung können wir, da entscheidende Versuche nicht vorliegen, nur Vermutungen hegen. Einmal mag eine Anlockung von Beutetieren durch das Licht stattfinden, wobei sich freilich die Frage erhebt, wie es denn kommt, daß ein so unzweckmäßiger Lichthunger durch den Kampf ums Dasein nicht schon längst ausgerottet wurde. Dann könnte die, je nach den Arten verschiedene Anordnung der Leuchtorgane zur gegenseitigen Erkennung der Tiere gleicher Art und damit auch zum Zusammenführen der Geschlechter dienen. Auch ein Ableuchten der Umgebung behufs Aufspürung von Beute würde in gewissen Fällen in Frage kommen. Am schwierigsten erscheint die Deutung bei festsitzenden Tieren, wie bei den prächtig leuchtenden Rindenkorallen (Gorgonien) der Tiefsee. Hier bleibt kaum etwas anderes übrig als die nicht recht befriedigende Annahme der Anlockung von Beutetieren.

Wenn wir nun auch die Frage nach der Bedeutung des tierischen Lichtes nicht mit völliger Sicherheit entscheiden können, so ergibt sich doch jedenfalls, daß die Tiefsee nicht ganz lichtlos ist, wenn auch die Reichweite der einzelnen Lichtquellen nur eine unbedeutende sein wird. Auf diese Weise erklärt es sich denn auch, daß bei Fischen und Tintenfischen die Augen nur sehr selten rückgebildet sind, während Höhlentiere diese Rückbildung sehr häufig zeigen. Gewisse Schnecken und Krebse sind allerdings auch in der Tiefsee augenlos oder lassen eine Tendenz zur Rückbildung der Augen erkennen. Bei einigen Fischen ist jedoch sogar eine bedeutende Steigerung der Augengröße zustande gekommen, also ähnlich wie bei manchen Nachttieren des Festlandes eine Einrichtung zur möglichsten Ausnutzung des schwachen Lichtes.

Ist nun aber die Tiefsee nicht ganz lichtlos, so darf man vielleicht auch die Schutzfarbenlehre bis zu einem gewissen Grade auf ihre Bewohner anwenden. Und wenn man weiter hört, daß das tierische Licht der Tiefsee vielfach ein grünliches, also an roten Strahlen armes ist, so könnte man vielleicht die roten Uniformen so vieler Tiefseetiere als „Schutzfärbungen", die im Lichte dieser Tiefen schwarz erscheinen, deuten. Auch hier aber müssen wir vorläufig noch bei Vermutungen stehen bleiben.

Seestichlinge am Nest.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

II. Die Beziehungen der Organismen zueinander.

Nachdem wir im Vorstehenden ein Bild der Organismenverbreitung und ihrer Abhängigkeit von den physikalisch-chemischen und geographischen Bedingungen erhalten haben, bleibt uns nun noch übrig, die Beziehungen der Organismen zueinander zu betrachten. Zwei Lebenstätigkeiten sind es hauptsächlich, welche die Lebewesen in hochgradige Abhängigkeit voneinander bringen, die Fortpflanzung und die Ernährung; und als weiterer Abhängigkeitsfaktor kommt die Suche nach dem Wohnraum hinzu. Legen wir im wesentlichen diese Gesichtspunkte unserer weiteren Darstellung zugrunde, so erscheinen die folgenden drei Kapitel geeignet, den überaus mannigfaltigen Stoff, der sich uns jetzt darbieten wird, zu gliedern: 1. Fortpflanzungsbeziehungen, 2. Ernährungsbeziehungen, 3. Lebensgemeinschaft.

A. Beziehungen im Dienste der Fortpflanzung.

Wenn wir zunächst die Beziehungen ins Auge fassen, welche der Fortpflanzung dienen, so ergeben sich hier wiederum zwei Gruppen, nämlich die Beziehungen der Geschlechter zueinander, sowie die Beziehungen zwischen Eltern und Nachkommen; und endlich werden wir noch wieder gliedern müssen nach Pflanzen und Tieren.

a) Beziehungen der Geschlechter im Pflanzenreich.

Im Pflanzenreich ist die Trennung der Geschlechter, d. h. die Differenzierung der Individuen einer Art in weibliche und männliche, nicht so weitgehend durchgeführt wie im Tierreich. Unter den mit hochentwickelten Blüten versehenen Pflanzen ist sie sogar die Ausnahme, und nur bei den niederen Blütenpflanzen (manchen Kätzchenträgern, Nadelhölzern usw.), sowie bei den blütenlosen Pflanzen, begegnen wir ihr häufiger. Als „Zweihäusigkeit" (Diözie) hat man diese Erscheinung bezeichnet, für welche die Weiden (Abb. 288) und Pappeln als allgemeinbekannte Beispiele genannt seien. Die natürliche Folge einer solchen Geschlechtertrennung ist dann die Ausbildung von Vermittlungseinrichtungen für die Befruchtung. Der Wind, das Wasser sowie Tiere, insbesondere Insekten, kommen als Vermittler in Betracht. Aber auch im Falle der Einhäusigkeit (Monözie), also bei Birken, Erlen (Abb. 288), Buchen, Eichen usw., sind Vermittler noch unbedingt nötig. Und schließlich bedürfen selbst Pflanzen mit Zwitterblüten in der Regel noch einer Befruchtungsvermittlung durch Insekten, da gar nicht selten durch besondere Blüteneinrichtungen die Selbstbestäubung unmöglich gemacht ist. Nachdem die Bedeutung von Wind und Wasser für die Befruchtung schon früher besprochen wurde (vergleiche hierzu auch Abb. 289), bleibt uns hier noch ein Blick auf die Dienste übrig, welche das Tierreich der Pflanze in dieser Richtung leistet.

Tiere als Bestäubungsvermittler. Alle Blüten, welche sich der Bestäubung durch den Wind bedienen, besitzen unscheinbare Blütenhüllen oder entbehren der-

selben wohl gar. Die Blüten sind also wenig auffallend. Ganz anders bei den auf Bestäubung durch Tiere (Insekten, Vögel) angewiesenen Pflanzen. Wohl gibt es auch unter ihnen solche, die keine eigentliche Blütenhülle haben, wie z. B. die Weiden. Aber bei diesen werden die männlichen Kätzchen in der Regel recht auffallend durch ihre meist gelben Staubbeutel, und im übrigen kommt ihnen der Duft als Mittel zur Anlockung der Insekten zustatten. Bei der weit überwiegenden Masse der Insektenblütler aber finden wir Blüten mit wohlentwickelten, meist farbigen Blütenhüllen (Perigon, Blumenkrone), welche die Aufgabe haben, die Aufmerksamkeit fliegender Insekten (Bienen, Hummeln, Wespen, Fliegen, Schmetterlinge) zu erregen. Gelegentlich beteiligt sich auch der Kelch durch Ausbildung bunter Farben an dieser Aufgabe, so z. B. beim Eisenhut und bei den Fuchsien, oder es färben sich wohl gar die Deckblätter der Blüten so, daß sie vom Grün des Laubes abstechen. Ein schönes Beispiel dafür bietet die in unseren Gewächshäusern kultivierte Euphorbia (Poinsettia) pulcherrima mit ihrem leuchtend rot gefärbten, großen Hochblattkranze.

Abb. 288. a blühender Erlenzweig (einhäusig), W weibliche Kätzchen, M männliche Kätzchen, Z alte Fruchtzapfen. b und c blühende Weidenzweige (zweihäusig), b männlich, c weiblich.

In vielen Fällen, auch bei der eben erwähnten Poinsettia, handelt es sich übrigens gar nicht um Eigenschaften der einzelnen Blüten, durch welche die Insekten aufmerksam gemacht werden, vielmehr sind es oft ganze Blütenstände, die, aus an sich unscheinbaren Blüten zusammengesetzt, durch das Zusammenwirken vieler Blüten auffällig geworden sind. Man darf wohl annehmen, daß die Entwicklung von Blütenständen, wie die Trauben und Scheindolden von Syringe, Goldregen und Holunder, ferner die Dolden der Doldengewächse, vor allem aber die Blütenkörbchen der Korbblütler sich geradezu unter dem Einflusse der Beziehungen zwischen Pflanzen und Insekten vollzogen hat. An manchen Dolden oder doldenähnlichen Blütenständen, so z. B. bei der Möhre und beim wilden Schneeball, findet man die Randblüten mit größeren Blumenkronen ausgestattet, so daß sie in höherem Grade zur Auffälligkeit des Blütenstandes beitragen als die übrigen Blüten. Man hat sie deshalb geradezu als „Lockblüten" für die Insekten bezeichnet. Gar nicht selten sind dann, wie beim wilden Schneeball, die Fortpflanzungsorgane rückgebildet. Es ist kaum zu bezweifeln, daß es sich hier tatsächlich um eine Umbildung handelt, die ganz im Zusammenhange mit den notwendigen Beziehungen entstanden ist, welche die betreffenden Pflanzen zu den sie bestäubenden Insekten unterhalten.

Noch erheblich weiter gediehen ist diese Entwicklung bei vielen Korbblütlern. Hier sind die Randblüten oft in ganz auffallender Weise umgestaltet. Während die

Blüten der Mitte des Körbchens in der Regel röhrenförmig sind, sehen wir die des Randes bei Sonnenblumen, Dahlien, Kamillen, Gänseblümchen und zahllosen anderen als sogenannte Zungenblüten oder Strahlenblüten entwickelt. Sie sind es hauptsächlich, die den Blütenstand auffällig gestalten, und gar nicht selten wird das dadurch unterstützt, daß diese Randblüten von den Blüten der Mitte, den Scheibenblüten, sich auch in der Farbe unterscheiden. Hier dürfte eine Bemerkung über das Farbensehen der Insekten am Platze sein. Als Joseph Gottlieb Kölreuter, ein Zeitgenosse des großen schwedischen Botanikers Linné, und späterhin besonders Christ. Conr. Sprengel, der Verfasser des Buches: „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen" (1793), die Bestäubung der Blüten durch Insekten entdeckten und beschrieben, galt es ihnen als selbstverständlich, daß besonders die Blütenfarben es sind, die die Aufmerksamkeit der Insekten auf sich ziehen. Auch für Charles Darwin, der 1858 die damals vergessene Schrift Sprengels wieder an das Licht zog, war diese Annahme ein selbstverständlicher Ausgangspunkt der weiteren Betrachtungen, und ebenso für seine Nachfolger auf dem Gebiete der Blütenbiologie, von denen Hermann Müller noch genannt sei. Erst in neuerer Zeit ist man, ebenso wie auf dem Gebiete der Tierseelenkunde, so auch auf dem der Sinnesphysiologie kritischer geworden, hat die Grundlagen für die geltenden Lehrmeinungen nachgeprüft und ist dabei gelegentlich zu recht überraschenden Ergebnissen gelangt. Bezüglich des Farbensehens der Insekten, vor allem der Honigbiene, hat der Würzburger Ophthalmologe Carl v. Heß scharfsinnige Untersuchungen angestellt, die ihn zu dem Schlusse führten, daß die Bienen sich Farben gegenüber so verhalten wie ein total farbenblinder Mensch. Er schloß daraus, daß die im normalen Menschen verschiedene Farbenempfindungen hervorrufenden optischen Reize der Blüten bei den Bienen nur Helligkeitsunter-

Abb. 289. Vallisneria spiralis. Männliche Blüten losgelöst zwischen den weiblichen Blüten treibend.

schiede zum Bewußtsein bringen könnten. Einen Gegner fand v. Heß besonders in dem Zoologen Karl v. Frisch, dem es, indem er Bienen auf Farben dressierte, zu zeigen gelang, daß die Bienen doch zwischen farbigen und grauen Flächen, die für den Farbenblinden gleichen Helligkeitswert haben, Unterschiede machen. So scheint die Frage nach dem Farbensinn der Bienen, die erst in neuester Zeit eine Streitfrage geworden war, heute dahin entschieden, daß die Bienen, und ebensowohl auch die anderen Blütenbesucher unter den Insekten, ein ähnliches Farbenunterscheidungsvermögen besitzen wie der Mensch. Der Unterschied liegt hauptsächlich darin, daß das von ihnen gesehene Spektrum über das Violett hinaus bis ins Ultraviolett, für das unser Auge sich unempfindlich erweist, verlängert ist, während umgekehrt das rote Ende verkürzt ist. Damit steht in Einklang, daß es in unserer Flora, für deren Farbenentwicklung der Farbensinn der wichtigsten Bestäuber, nämlich der Bienen, stark maßgebend sein muß, scharlachrote Blüten fast ganz fehlen. Die alte Annahme vom Farbensinn der Insekten hat sich also doch schließlich als im wesentlichen richtig erwiesen, sie hat aber erst durch die experimentelle Prüfung wissenschaftliche Berechtigung erlangt.

Neben den farbigen „Aushängeschildern", durch welche die Blüten den Insekten Wegweiserdienste leisten, spielt in manchen Fällen der Blütenduft eine wichtige Rolle. Für Nachtinsekten und Dämmerungsinsekten fällt ja die Farbenwirkung aus zwei Gründen fort. Ist die Dunkelheit so groß, daß überhaupt nichts zu unterscheiden ist, so trifft das natürlich auch die Farbenunterscheidung. Dieser Fall hat aber wohl nur theoretische Bedeutung, denn praktisch wird es sich immer nur um sehr schwaches Licht handeln. Nun haben wir aber Grund zu der Annahme, daß das Insektenauge bei sehr geringer Lichtstärke, ebenso wie das menschliche Auge, keine Farben mehr unterscheidet. Dem entspricht denn auch die Tatsache, daß die Blumenkronen der von Nachtinsekten bestäubten Blüten, wie z. B. der Abendlichtnelke, der Zaunwinde und des Geißblatts, entweder weiß oder gelblich gefärbt sind. Bisweilen aber — und dafür ist unser auf Bestäubung durch nächtlich fliegende Schwärmer angewiesenes Geißblatt (Lonicera) ein vortreffliches Beispiel — beginnen solche Blüten mit Eintritt der Dämmerung besonders kräftig zu duften, eine Erscheinung, die das Auffinden der Blüten durch die Schwärmer unbedingt sehr erleichtert. Daß bei vielen anderen bei Tageslicht bestäubten Blüten der Duft neben der Blütenfarbe eine wichtige Rolle spielt, darf wohl als sicher angenommen werden.

Bei einigen für nächtliche Bestäubung eingerichteten Pflanzen ändert sich mit der Tageszeit auch die Blütenform sehr auffällig. An trockenen Hängen und an Waldrändern wächst z. B. das nickende Leimkraut (Silene nutans). Die tief eingeschnittenen, weißen Blumenblätter rollen sich bei sonnigem Wetter nach oben ein und geben der Blüte dadurch ein verwelktes und unscheinbares Aussehen. Mit Beginn der Abenddämmerung aber breiten sich die Blumenblätter aus und biegen sich soweit nach hinten, daß die Blüte nun, von der Seite gesehen, recht ansehnlich ist. Erst am frühen Morgen wird diese Nachtstellung wieder aufgegeben, und das wiederholt sich während der ganzen, meist dreitägigen Blütezeit der einzelnen Blüte. Dazu aber kommt, daß die am Tage geruchlosen Blüten in der Nacht einen kräftigen Hyazinthenduft besitzen. Als nächtliche Bestäuber dieser Blüten sind verschiedene Eulen und Spanner beobachtet. Der außerdem am Tage stattfindende Besuch

durch Tagfalter und Hummeln mahnt uns aber, nicht voreilig und schematisch Grenzen zu ziehen; denn die Natur scheut sich nicht, unsere Schemata Lügen zu strafen, und sie kann eine von uns als „Nachtfalterblüte" registrierte Blume auch einmal am Tage bestäuben lassen.

Form, Farbe und Duft der Blüten sind die Aushängeschilder und Wegweiser, durch welche die Pflanzen die Insekten zu Besuchen auffordern. Aber diese Mittel würden keinen Erfolg haben, wenn nicht damit im Insektengehirn — erblich oder persönlich — die Vorstellung von etwas Nutzbarem, das die Blüte darbietet, assoziiert wäre. Dieses Nutzbare aber sind Nektar und Blütenstaub, beides wichtige Nahrungsmittel für viele Insekten. Während aber der Nektar ein besonderes Merkmal der Insekten- und Vogelblütler ist, wird der Pollen nur in zweiter Linie mit ausgenutzt, und auch nur von einer beschränkten Anzahl von Tieren (Bienen, Wespen, Käfer), wobei erwähnt sei, daß auch ausgesprochen windblütige Pflanzen des Pollens wegen besucht werden können, ohne daß also die Pflanze irgendein Interesse an diesem Besuche hat. Wo aber der Pollen der Blüte nicht einfach geraubt wird, sondern das betreffende Insekt der Blüte dafür den Dienst der Bestäubung leistet, wo also eine Anpassung beider Organismen aneinander vorliegt, da spricht sich das gelegentlich auch in der Blütenorganisation aus, z.B. so, daß gewisse Staubgefäße durch verborgene Stellung gegen Plünderung geschützt sind, während die anderen ihren Pollen den Besuchern preisgeben. Dergleichen findet sich freilich nur in ausgesprochenen Pollenblumen, d. h. bei solchen Pflanzen, die überhaupt keinen Nektar erzeugen, sondern die Insekten nur mit Blütenstaub abspeisen.

Die Pollenblumen stellen in unseren Gegenden etwa 10% der Insektenblumen dar. Sie sind meistens durch große, offene, grellgefärbte Blüten ausgezeichnet, wie die Beispiele der Mohnarten (Papaver) und der Rosen sehr schön zeigen. Von heimischen Pflanzen gehören auch noch die Wollkräuter (Verbascum) hierher. Sie sind dadurch von Interesse, daß bei ihnen außer Pollen auch Futterhaare an den Staubgefäßen als Lockmittel dienen, die von Schwebfliegen eifrig bearbeitet werden, und daß sogar eine geringfügige Nektarabsonderung auftreten kann.

Nicht unerwähnt darf bleiben, daß bei den pollensammelnden Insekten bisweilen weitgehende Anpassungen in Gestalt von Sammelapparaten zu finden sind. Erinnert sei an Bürste, Körbchen und Honigmagen oder Kropf der Honigbiene und der Hummeln (Abb. 290). Da das „Körbchen" sich bei ihnen an der Außenseite der Hinterschienen findet, pflegt man sie als „Schienensammler" zu bezeichnen. Andere bienenartige Hautflügler werden als „Schenkelsammler" bzw. „Bauchsammler" bezeichnet, je nachdem der Blütenstaub zwischen den langen Haaren der Schenkel oder der Bauchseite des Hinterleibes befördert wird.

Besonders tiefgehende Anpassung aber hat die Gewöhnung der Insekten an das Nektarsuchen hervorgerufen. Da diese Dinge im vorliegenden Kapitel nur gestreift werden sollen, mögen einige kurze Bemerkungen genügen. Die drei Paare von ursprünglich kauenden Mundwerkzeugen der Insekten sind bei den Nektarfreunden mehr oder weniger zu einem Saugapparat umgewandelt. Wir sehen ab von solchen Insekten, die, wie die häufig in Blüten zu findenden Blasenfüße (Gattung: Thrips), Pollen fressen und Nektar lecken und dabei gelegentlich auch Bestäubungen ausführen, ohne aber irgendwelche besondere Anpassungen an diese

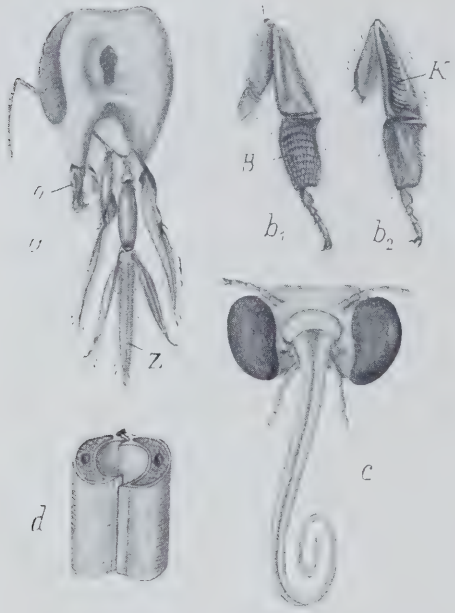


Abb. 290. a) Bienenkopf, von hinten gesehen, mit den Mundwerkzeugen (O Oberkiefer, Z Zunge). b Hinterbeine der Arbeitsbiene, b_1 von innen, b_2 von außen gesehen, B Bürste, K Körbchen. c Schmetterlingskopf mit Rollrüssel; d der Rüssel im Querschnitt.

Tätigkeit zu besitzen. Ähnlich ist auch die Anwesenheit vieler Käferarten in den Blüten zu beurteilen; ja, bei vielen von ihnen ist der Schaden, den sie durch Anfressen von Blütenteilen stiften, unbedingt größer als der gelegentliche Nutzen. Dennoch haben manche Käfer bereits etwas größere Bedeutung für die Blüten gewonnen. So gibt es unter den Bockkäfern in der Unterfamilie der Lepturiden solche, die sich durch verschmälerten Halsschild, verlängerten Kopf und bärtige Unterkiefer auszeichnen, und die sich erfolgreich an der Bestäubung beteiligen. Auch in anderen Familien kommen zahlreiche Arten vor, die ein ausschließliches Blumenleben führen. Aus Südamerika ist sogar ein Fall bekannt geworden (Gattung: Nemognatha), wo die rinnenförmig ausgehöhlten Unterkiefer sich außerordentlich verlängern und zu einem Saugrohr von Körperlänge (12 mm) zusammengefügt haben. Wäre dieser „Rüssel" auch noch einrollbar, so würde er sich nicht wesentlich von einem Schmetterlingsrüssel unterscheiden.

Die Schmetterlinge haben es im Gegensatz zu den meisten Käfern zu einer ganz einseitigen Spezialisierung in bezug auf Blumennahrung gebracht. Ihre Unterkiefer sind in ähnlicher Weise umgewandelt, wie es soeben für die Käfergattung Nemognatha geschildert wurde (Abb. 290c), aber mit dem Unterschiede, daß das so entstandene Saugrohr unter dem Kopfe eingerollt werden kann, und daß die übrigen Mundwerkzeuge fast völlig verkümmert sind. Ein mit dem Schlunde durch einen feinen Ausführungsgang verbundener Honigmagen ist eine weitere Anpassung an das Blumenleben. Zum Saugen des Nektars lassen sich die meisten Schmetterlinge auf den Blüten oder Blütenständen nieder; eine kleinere Zahl — besonders sind es die Schwärmer — saugt, während die schnell rüttelnden Bewegungen der Flügel das Tier vor der Blüte im Schweben erhalten. Bei der letzteren Methode des Nektarsaugens ist auch dann ein besonders langer Rüssel erforderlich, wenn die Blütenform an sich das noch nicht verlangt. So hat der heimische Windenschwärmer (Protoparce convolvuli) einen bis zu 8 cm langen Rüssel, während tropische Schwärmer es sogar bis zu 25 cm bringen. Neben den Schwärmern sind als Bestäuber die Eulen besonders wichtig, z. B. die häufige Gamma-Eule (Plusia gamma). Geringere Bedeutung haben für die Blüten die Tagfalter, obwohl wir gerade sie an Blumen besonders häufig beobachten. Die meisten Spinner und Spanner sind keine Blumenbesucher und unter den Kleinschmetterlingen sind nur die Federmotten und einige Zünsler Blütenbestäuber.

Die Zweiflügler, besonders die Fliegen, sind als Blumenbestäuber mit den Schmetterlingen mindestens auf die gleiche Stufe zu stellen; mehrere Familien dieser artenreichen Insektenordnung sind durch ihre Organisation dem Blumenleben angepaßt. Genannt seien besonders die Familie der Schwebfliegen (Syrphiden), die in unseren Gegenden für die Bestäubung wichtiger ist als alle anderen Zweiflügler zusammen. Sie saugen nicht nur Nektar, sondern fressen auch Pollen, während die anderen blütenbesuchenden Zweiflügler nur saugen. Der Saugapparat der Zweiflügler ist ganz anders gebaut als derjenige der Schmetterlinge, insofern er sich aus zwei von oben und unten gegeneinander gefügten Halbrinnen zusammensetzt, die aus der Oberlippe und der sogenannten Innenlippe entstanden sind. Aus der Unterordnung der Mücken werden nur wenige von nennenswerter Bedeutung für die Bestäubung. Erwähnt seien die winzigen Mitglieder der Gattung Psychoda, welche die „Kesselfallenblumen" (Osterluzei) bestäuben.

Die wichtigsten Blütenbestäuber sind aber ohne Zweifel die Hautflügler, denn etwa die Hälfte der als Blumenbesucher bekannten Insektenarten gehört zu ihnen. Auch gehören ja hierher diejenigen Insekten, welche der Blumennahrung am meisten angepaßt sind, nämlich die Bienen und Hummeln. Selbst die Brut wird bei diesen bekanntlich mit Pollen und Nektar ernährt. Der Bau des Saugapparates (Abb. 290a) ist wieder ein ganz anderer als bei den übrigen saugenden Insekten. Der Hauptsache nach besteht er bei den Bienen aus der stark verlängerten und zu einem Rohr eingerollten Unterlippe („Zunge"), die am Grunde von den rinnenförmigen Unterlippentastern und Unterkiefern umgeben ist. Die Oberkiefer haben ihre Kaufähigkeit beibehalten und dienen beispielsweise zum Kauen des Pollens. Auch der Darmkanal weist eine Anpassung in Gestalt des Honigmagens oder Kropfes auf (Abb. 41), und endlich ist auf den schon vorhin erwähnten Pollensammelapparat, der bei der Honigbiene und den Hummeln aus Bürste und Körbchen besteht, hinzuweisen. Bienen und Hummeln — die Familie der Apiden — stehen in der Blütenbestäubung an erster Stelle. Weit weniger wichtig sind die Grabwespen, die echten Wespen, die Goldwespen, Schlupfwespen und Blattwespen.

Nach diesem kurzen Überblick über die bestäubenden Insekten kehren wir zur Einrichtung der Blüten zurück. Da bleibt noch über den Nektar und seine Herkunft einiges zu sagen. Ausgeschieden wird er von den Nektardrüsen oder Nektarien. Im einfachsten Falle sind es lediglich nektarbildende Stellen irgend eines Blütenteiles, bei den Linden z. B. der Kelchblätter. In anderen Fällen bestehen sie aus wulstig oder warzenartig gestalteten Anhängseln verschiedener Blütenteile, wie beispielsweise die Nektar absondernden Polster auf dem unterständigen Fruchtknoten der Doldengewächse. In höchster Entwicklung sind es ansehnliche, zusammengesetzte Apparate, z. B. bei den Nigella-Arten. Der Nektar besteht der Hauptsache nach aus einer wäßrigen, im Durchschnitt etwa 25 prozentigen Lösung von Traubenzucker und Rohrzucker. Die ausgeschiedene Menge schwankt bei derselben Art je nach den Umständen recht bedeutend. Größer noch sind die Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzen. Während manche Arten sich mit winzigsten Tröpfchen begnügen, sieht man — besonders bei vogelblütigen Pflanzen, wie den Agaven — den Nektar bisweilen aus den Blüten herabtropfen. Der Nektar wird manchmal auch als „Honig" bezeichnet. Doch unterscheidet sich der Bienenhonig vom Blütennektar

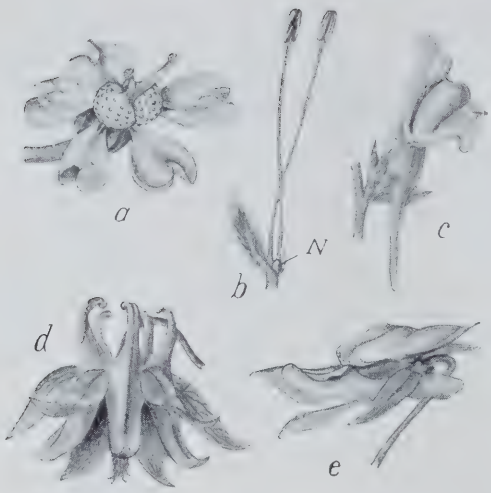


Abb. 291. Nektarbildner und Nektarbehälter. a Blüte eines Doldenblütlers mit zwei Griffelpolstern, b männliche Weidenblüte (N Nektardrüse), c Leinkraut, d Akelei, e Veilchen (c—e mit Spornbildungen).

dadurch, daß er durch teilweise Verdunstung des Wassers ganz erheblich eingedickt ist, daß ihm zur Konservierung etwas Ameisensäure zugesetzt ist, und daß der Rohrzucker in Fruchtzucker und Traubenzucker gespalten ist.

Im folgenden soll nun an Beispielen gezeigt werden, wie die Blüten in sehr verschiedenem Grade der Bestäubung durch Insekten oder Vögel angepaßt sind. Von den Pollenblumen war bereits die Rede. Manche Nektarblüten stimmen mit den Pollenblüten in der leichten Zugänglichkeit des Blüteninnern überein. Das trifft z. B. für die Linden, die Ahorne und die Doldengewächse zu. Der Nektar wird im ersten Falle von den Kelchblättern, bei den Doldengewächsen von einem Polster auf dem Ende des Fruchtknotens (Abb. 291a), bei den Ahornen von einer scheibenförmigen Verdickung des Blütenbodens abgesondert. In allen Fällen sind die Nektartröpfchen in der geöffneten Blüte ohne weiteres sichtbar; bei Linden und Ahornen sind sie aber infolge der hängenden Lage des Blütenstandes gegen Regen trotzdem recht gut geschützt. In der Regel ist eine weiße, gelbe oder grünlichgelbe Blütenfarbe mit einer solchen Ausbildungsweise der Blüten verbunden. Man darf es nun wohl als eine fortschrittliche Entwicklung ansehen, wenn der Nektar nicht mehr völlig offen dargeboten wird, sondern durch Haare, Schuppen oder andere Blütenteile verdeckt oder in Vertiefungen geborgen ist. In diese Gruppe kann man die Weiden rechnen, die ja trotz nächster Verwandtschaft mit den windblütigen Pappeln ausgesprochene Insektenblütler sind. Jede der aus ein bis acht Staubgefäßen oder aus einem Stempel bestehenden Blüten besitzt ein bis zwei kleine, meistens stielförmige Nektarien (Abb. 291b), die, am Grunde der zu Kätzchen vereinigten und von Schüppchen gestützten Blüten stehend, eine sehr versteckte Lage haben. In ganz anderer Weise wird der Schutz des Nektars bei den Blüten der Birne erreicht, indem seine Ausscheidung im vertieften Blütengrunde in der Umgebung der Griffel stattfindet. Noch anders verfahren die Kreuzblütler, bei welchen die vier Stiele der Blumenblätter eine Art Röhre bilden, in deren Grunde an den unteren Enden der Staubfäden sich die Nektarien finden. Die Blütenfarben dieser Gruppe sind überwiegend weiß oder gelb.

Eine erhebliche Erschwerung der Zugänglichkeit des Nektars wird erreicht, wenn die Kelch- und Blumenblätter sich durch Verwachsung fester zusammenschließen und eine wirkliche Röhre bilden, die nun wohl gar, wie beim Vergißmeinnicht und seinen Verwandten, durch sogenannte Schlundschuppen verengt ist. Diese Röhrenbildung ist weit verbreitet. Es sei nur an die Korbblütler, an die Lippenblütler

und verwandte Familien erinnert, oder an das Immergrün, die Geißblattarten, die Krokusarten und viele andere. Die Länge der Röhre bedingt dann stets ein Saugorgan von einer gewissen Mindestlänge, und so kommt es, daß die so eingerichteten Blüten mehr und mehr auf ganz bestimmte Bestäuber eingestellt sind, denn Insektenarten oder Insektengruppen, die infolge zu kurzen Rüssels keine Aussicht haben, den Nektar einer Blüte zu erlangen, werden von dem Besuche einer solchen Blütenart dann völlig absehen. Bei extrem tiefer Lagerung des Nektars, etwa wie beim Geisblatt oder beim Krokus, wird man z. B. schon aus der Länge der Röhre darauf schließen können, daß man es mit Falterblumen zu tun hat.

Abb. 292. Die Taubnesselblüte als Beispiel einer Blüte mit „Anflugbrett".

Eine Unterbringung des Nektars von ganz besonderer Art ergibt sich, wenn die Blütenhüllblätter (Perigonblätter, Kelchblätter, Blumenblätter) röhrenförmige Auswüchse erhalten, sogenannte Sporne (Abb. 291), in denen der Nektar ausgeschieden und geborgen wird. Diese Erscheinung tritt in gewissen Familien besonders häufig auf. So finden wir sie bei manchen Hahnenfußgewächsen, z. B. beim Ritterſporn und bei der Akelei, ferner bei manchen Rachenblütlern, wie Löwenmaul und Leinkraut. Die Veilchengewächse und die Orchideen haben in der Spornbildung geradezu ein kennzeichnendes Merkmal. Unter unseren Zierblumen bietet die Kapuzinerkresse ein treffliches Beispiel.

Außer der Nektarbergung, die uns bisher beschäftigte, ist die Darbietung geeigneter Anflugstellen für die Insekten eine wichtige Aufgabe der Insektenblüte. In der Regel sind es die Blütenhüllblätter, auf denen sich die Bestäuber niederlassen, wenn sie nicht im rüttelnden Fluge, wie die Schwärmer, den Nektar saugen. Da nun die Perigonblätter oder die Blumenblätter, seltener die Kelchblätter, schon im Interesse der Anlockung der Insekten gewöhnlich eine erhebliche Größe erhalten haben, so ist bei den Blüten mit strahligem Bau — das ist die Grundform der Blüten — eine Vergrößerung zur Darbietung von Anflugstellen schwer nachweisbar; wohl aber sind gelegentlich Einrichtungen zu erkennen, die den Insekten das Festhalten offenbar erleichtern, wie die bartartige Ausbildung der äußeren Perigonblätter bei gewissen Iris-Arten. Infolge der gleichartigen Ausbildung der Blumenblätter bei den strahligen Blüten ist keines derselben als Anflugsstelle bevorzugt. Oft erfordert dann die volle Ausbeutung des Nektargehalts der Blüte, daß die betreffenden Insekten sich auf sämtlichen Blumenblättern niederlassen. Beim Türkenbund (Lilium martagon) besitzt nämlich jedes der sechs Perigonblätter eine Nektarrinne, deren Ränder sich zu einer Röhre zusammenschließen, und bei den Schwertlilien (Iris) ist die den Nektar enthaltende Blütenröhre durch den dichten Zusammenschluß der Perigonblätter und die leistenförmig vorspringenden Staubfäden in sechs enge Kanäle geteilt.

Nun gibt es aber zahlreiche Blüten, die nicht einen strahligen (aktinomorphen), sondern einen ausgesprochen zweiseitigen (zygomorphen) Bau besitzen, und dazu noch andere, die Übergangsformen zwischen beiden Typen darstellen. Faßt man eine ausgeprägte zygomorphe Blüte, wie die zweilippige Blüte der Taubnessel (Lamium) ins Auge (Abb. 292), so erkennt man sofort, daß hier nur noch ein einziges Blumenblatt, die Unterlippe, als Anflugblatt in Frage kommt. Bei so gebauten Blüten ist dann der Nektar von hier aus vollkommen zugänglich. Die der Unterlippe gegenüberstehende, aus zwei verwachsenen Blumenblättern entstandene Oberlippe hat andere Aufgaben übernommen, indem sie die Staubbeutel und den Eingang zur Nektarröhre schützend überdacht. In einem solchen Blütenzustand muß man zweifellos eine Weiterentwicklung in bezug auf zweckmäßige Einrichtung zur Bestäubung erblicken, und es ergibt sich damit die Schlußfolgerung, daß die Zygomorphie der Blüten sich stammesgeschichtlich jedenfalls im Zusammenhange mit der Bestäubung durch Insekten aus der Aktinomorphie herausgebildet hat. Ganze Pflanzenfamilien sind diesem Entwicklungsgange gefolgt, wie z. B. die Lippenblütler (Labiaten), die Rachenblütler (Skrophulariazeen), die Knabenkrautgewächse (Orchideen). Nähere Betrachtung lehrt allerdings, daß oft die gegenwärtigen Mitglieder dieser Familien auf einer noch wieder sehr verschiedenen Stufe der Anpassung stehen. So finden wir unter den Lippenblütlern neben den ausgeprägt zygomorphen Blüten mit langer Blumenkronröhre (wie bei Lamium) auch Formen mit fast aktinomorphen und kurzröhrigen Blüten, wie Mentha und Lycopus. Diese letzteren werden dann auch von anderen Bestäubern besucht, hauptsächlich von Zweiflüglern, während die ersteren an Bienen und Hummeln angepaßt sind. In den Tropen hat es die Familie durch Verlängerung der Kronenröhre sogar zu einigen Falter- und Vogelblumen gebracht.

Im Anschluß an diese Besprechung sei auch noch der „Saftmale" gedacht. Wenn das Insekt eine passende Anflugstelle gefunden hat, so ist es seine Aufgabe, den Eingang zum Nektarbehälter zu finden. Da nun die Blumenblätter sehr häufig Striche und Flecken besitzen, welche zu diesen Eingängen hin gerichtet sind, so hat schon Sprengel diese Merkmale als Wegweiser für die Insekten gedeutet und mit dem erwähnten Ausdruck „Saftmale" bezeichnet. Man wird jedoch mit derartigen Deutungen vorsichtig sein müssen, da auch Pollenblumen, wie z. B. der Mohn, bisweilen ähnliches aufweisen. Jedenfalls sind solche Zeichnungen der Blumenblätter weit verbreitet; um einige Beispiele zu nennen, sei nur auf die Stiefmütterchen, die Kapuzinerkresse und unsere Sumpf-Schwertlilie hingewiesen.

Bei unseren bisherigen Betrachtungen über Bestäubung haben wir noch gar nicht berücksichtigt, daß die Verteilung der Sexualorgane auf die Blüten bzw. Pflanzen recht verschieden sein kann. Am häufigsten ist der Fall, daß weibliche und männliche Organe, Stempel und Staubgefäße, sich in derselben Blüte finden. Solche Blüten heißen „Zwitterblüten". Es sind die auch dem Laien am besten bekannten Blüten. Ihnen stehen die eingeschlechtigen Blüten gegenüber, also die weiblichen Blüten, die nur Stempel, und die männlichen, die nur Staubgefäße enthalten. Und hier sind wiederum zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder trägt eine einzige Pflanze beiderlei Blütenarten, wie z. B. die Buchen, Eichen, Erlen, Birken, die sowohl männliche als auch weibliche Kätzchen besitzen. Solche Arten

werden dann als „einhäusig" (monözisch) bezeichnet. Oder die männlichen und weiblichen Blüten sind auf verschiedene Pflanzen verteilt, wie bei Weiden, Pappeln, Abendlichtnelken. Die Pflanzenart heißt dann „zweihäusig" (diözisch). Nicht selten kommt bei Pflanzen mit Zwitterblüten der Fall vor, daß in wenigstens einem Teile der Blüten die Stempel oder die Staubgefäße verkümmern. Bei den Ahornarten ist dieser Vorgang so weit gediehen, daß es wahrscheinlich in der ganzen, mehr als 100 Arten umfassenden Gattung Acer gar keine echten Zwitterblüten mehr gibt.

Es liegt nun die Frage nahe, welche Blüteneinrichtung als die stammesgeschichtlich ältere anzusehen ist. Zu ihrer Beantwortung müssen wir einen flüchtigen Blick in die Geschichte der Pflanzenwelt tun, wie sie uns die Paläontologie lehrt. Und da ist festzustellen, daß die ältesten „Blütenpflanzen" die Gymnospermen sind, die zuerst im Devon auftraten. Von ihnen, die noch keine Zwitterblüten erkennen lassen, müssen sich dann die von der Kreidezeit an zu mächtiger Entwicklung gekommenen Angiospermen abgeleitet haben. Das führt zu der naheliegenden Annahme, daß die Kätzchenträger (Amentazeen), die mit den Gymnospermen in der Eingeschlechtigkeit und Windblütigkeit ihrer Blüten übereinstimmen, auch die niederste Stufe der Blütenausbildung besitzen. Wie aus Windblütlern Insektenblütler geworden sind, ist nicht schwer vorzustellen, wenn man sieht, daß in einer und derselben Familie, nämlich derjenigen der Weidengewächse, sich neben Windblütlern (Pappeln) Insektenblütler finden (Weiden). Und die Entstehung von Zwitterblüten ist vielleicht auch gar nicht übel angedeutet bei denjenigen Weidenarten, welche gelegentlich männliche und weibliche Blüten in denselben Kätzchen beherbergen.

Die Entstehung von Zwitterblüten könnte man versuchen, sich im Sinne einer Vereinfachung und Sicherung der Bestäubung zu erklären, und in der Tat haben die alten Botaniker es auch für ganz selbstverständlich gehalten, daß die Bestäubung des Stempels einer Zwitterblüte von den Staubbeuteln derselben Blüte her erfolge, ein Vorgang, den wir heute als Selbstbestäubung oder Autogamie bezeichnen, und der z. B. bei Bohnen, Erbsen, Weizen, Gerste die normale Art der Befruchtung darstellt. Aber schon 1761 stellte J. G. Kölreuter an einigen Beispielen, z. B. an den Schwertlilien, fest, daß es Blüteneinrichtungen gibt, welche trotz zwittrigen Blütenbaues die Übertragung des Pollens von einer Blüte zur anderen durch Vermittlung von Insekten nötig machen. Eine Fülle ähnlicher Beobachtungen ist sodann in dem schon früher genannten Buche von Christian Conrad Sprengel (1793) enthalten. Unter anderm fand er, daß in einer Zwitterblüte häufig die weiblichen und männlichen Organe zu verschiedener Zeit funktionsfähig werden, und oft die Organe des einen Geschlechts schon funktionsfähig sind, wenn die anderen erst anfangen in Tätigkeit zu treten. Er nannte dieses Verhalten „Dichogamie". Beispiele für das Voraneilen der Staubgefäße in der Entwicklung bieten die meisten Korbblütler (sehr schön z. B. die Sonnenblume), manche Lippenblütler (z. B. Salvia), die Glockenblumen, Malven, Storchschnabelgewächse, Nelkengewächse u. a. Als Pflanzen mit voraneilenden Stempeln seien unsere Obstbäume genannt; weniger deutlich zeigen die Kreuzblütler und die Gräser diese Erscheinung. Außer solchen Fällen von Dichogamie hat Sprengel aber auch schon Blüten beschrieben, bei denen die Hilfe der Insekten dadurch erforderlich wird, daß die Lage der Organe zu-

einander eine Selbstbestäubung unmöglich macht. Es sei nur an die auch von Sprengel ausführlich behandelte Gattung Iris erinnert.

Weitere Erfahrungen lehrten dann, daß die ursprünglich als etwas Selbstverständliches betrachtete Selbstbestäubung der Blüten häufig einen mangelhaften Erfolg in bezug auf Samenbildung hat, und daß in solchen Fällen Fremdbestäubung sich als günstiger erwies. Schon Sprengel war durch solche Erfahrungen zu der Vorstellung gedrängt worden, die Natur suche die Selbstbestäubung geradezu zu vermeiden. Die Bedeutung der Sprengelschen Untersuchungen wurde später in besonders helles Licht gestellt durch Darwin, der Sprengels Auffassung durch neue und tiefgehende blütenbiologische Forschungen im wesentlichen bestätigt fand. Er ging nicht so weit, die Selbstbestäubung als ein unbedingt zu vermeidendes Übel anzusehen. Aber er kam doch zu der Überzeugung, daß die Blüteneinrichtungen im allgemeinen darauf hinauslaufen, eine andauernde Selbstbestäubung zu verhindern. Nach Darwin ist man häufig weiter gegangen, indem man allzusehr den Blick auf solche Beispiele richtete, wo wie bei Iris die Selbstbestäubung in der Tat unmöglich ist, unter Nichtbeachtung der zahllosen Fälle, in denen tatsächlich Selbstbestäubung eintritt. Hat doch die weitere Forschung sogar Blüteneinrichtungen ans Licht gebracht, die geradezu die Selbstbestäubung fordern. Das sind die als „kleistogam" bezeichneten, stets knospenartig geschlossen bleibenden Blüten, wie sie — außer normalen Blüten — sich bei den Veilchenarten, beim Sauerklee und manchen anderen Pflanzen finden. Und endlich ist doch auch daran zu denken, daß es Blütenpflanzen gibt, welche die geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt ganz aufgegeben haben, worüber schon früher berichtet wurde. So ist es also Tatsache, daß manche Blüteneinrichtungen auf Fremdbestäubung, andere auf Selbstbestäubung hinzielen, und von einem allgemeinen „Gesetz der vermiedenen Selbstbestäubung" kann auf keinen Fall die Rede sein. Nur das eine bleibt allerdings bestehen, daß nämlich bei Pflanzen mit ausgesprochenen Einrichtungen der zur Bestäubung die Fremdbestäubung in ihrer Wirkung der Selbstbestäubung überlegen ist. Darwin hat das durch zahllose mühsame Experimente sichergestellt. Er kam 1876 zu dem Ergebnis, daß die günstigste Samenbildung erzielt wird, wenn nicht nur Fremdbestäubung zwischen Blüten desselben Individuums (sogenannte „Nachbarbestäubung"), sondern Kreuzbestäubung zwischen getrennten Individuen stattfindet. Ja, Fritz Müller hat schon 1868 aus Brasilien die Tatsache berichtet, daß bei gewissen Orchideen der Blütenstaub wie ein Gift abtötend auf die Narbe wirkt, wenn man bei der künstlichen Bestäubung Pollen derselben Pflanzen wählt. Auch bei der Feuerlilie, um noch ein Beispiel zu nennen, bleibt der Blütenstaub, wenn er auf eine Narbe desselben Individuums gebracht wird, fast ganz unwirksam; und selbst die Kreuzung zwischen Individuen, die durch ungeschlechtliche Vermehrung (mittels Zwiebeln und Brutknospen) von derselben Mutterpflanze gewonnen sind, führt nicht zur Frucht- und Samenbildung.

Als Abschluß unserer Betrachtungen über den Bestäubungsvorgang möge nun noch eine beschränkte Zahl von Pflanzen mit auffälligeren „Bestäubungseinrichtungen" etwas genauer betrachtet werden. Schöne Beispiele für dichogame Blüten mit in der Reife voraneilenden Staubbeuteln bieten die Salbei-Arten (Salvia), z. B. unsere Wiesensalbei (Salvia pratensis, Abb. 293a). Der aus der Oberlippe

Abb. 293. Bestäubungseinrichtungen. a Salbeiblüte, von einer Biene besucht. b der Staubgefäßhebel in Tätigkeit. c Aronstab (Arum maculatum). d die Kesselfalle von Arum, geöffnet; W weibliche Blüten, M männliche Blüten, Sp Sperrborsten. e Blüten der Osterluzei (Aristolochia), e_2 verblüht; F Fruchtknoten, N Narbenzipfel, S Staubgefäße, Sp Sperrborsten.

herausragende Griffel trägt hier zwei verschieden lange Narbenzipfel, die zur Zeit der Staubbeutelreife einen spitzen Winkel miteinander bilden und noch nicht empfängnisfähig sind. In älteren Blüten wächst der Griffel bogig gegen die Unterlippe hin und spreizt seine Narbenzipfel auseinander, so daß eine anfliegende Hummel die Narben mit dem Rücken berühren muß. Nun ist diese Dichogamie bei Salvia noch durch eine wundervolle Einrichtung zur Sicherung der Insektenbestäubung ergänzt, die schon von Sprengel erkannt wurde, und die seit Begründung der Blütenbiologie als Schulbeispiel gilt. Die einzigen beiden Staubgefäße, welche zur Ausbildung kommen, sind nämlich zu einem Hebelapparat umgestaltet. Stößt das nach Nektar suchende Insekt mit dem Kopf gegen den kürzeren Hebelarm, so bewegt sich der die eine Staubbeutelhälfte tragende, gebogene und lange Hebelarm auf den Rücken des Tieres zu. Er beladet diesen dabei mit einem Teil seines Pollens, der dann beim Besuch einer älteren, im „weiblichen Stadium" befindlichen Blüte zum Teil an der Narbe abgestreift wird.

Als zweites Beispiel diene die Blüte der Osterluzei (Aristolochia clematitis, Abb. 293e). Bei ihr eilt umgekehrt die Narbe in der Reife den Staubbeuteln voraus. Es kommt aber auch hier noch eine, ebenfalls schon von Sprengel erkannte „Be-

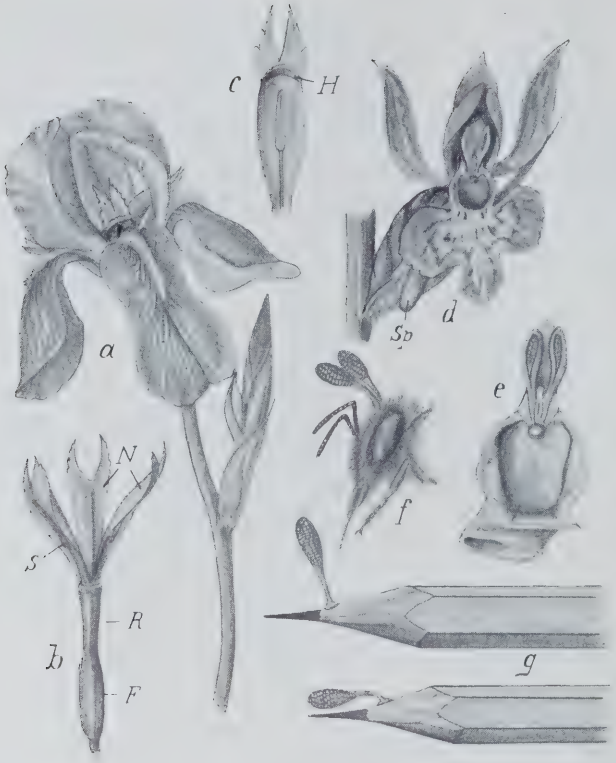


Abb. 294. Bestäubungseinrichtungen. a Blüte der Schwertlilie (Iris germanica); b deren Stempel (F Fruchtknoten, N Narbenblätter) nebst Staubgefäßen S und Perigonröhre R; c ein Narbenblättchen, von unten gesehen, H Häutchen. d Orchisblüte (Sp Sporn); e Sporneingang und darüberstehendes Staubgefäß, vergrößert; f Bienenkopf mit zwei Pollenklumpen; g Bleistiftspitzen nach dem Einsenken in den Sporn.

stäubungseinrichtung" hinzu. Die Blütenhülle bildet nämlich eine lange Röhre, welche am freien Ende in einen blattartigen Zipfel ausläuft, unten aber zu einem kugeligen Kessel erweitert ist. Dieser Kessel enthält den kurzen Griffel mit seinen sechs Narbenlappen, unter denen die sechs Staubbeutel geborgen sind. Die Röhre aber trägt innen schräg abwärts gerichtete Haare, welche diesen Teil der Blüte zu einer „Reuse" machen, also einer Fangeinrichtung für kleine, durch den Nektar angelockte Fliegen und Mücken, z. B. Bartmücken (Ceratopogon). Die Reusenhaare versperren den schließlich wieder nach außen strebenden Insekten solange den Weg, bis nach Bestäubung der Narbe auch die Staubbeutel zur Entlassung des Blütenstaubes bereit sind. Erst dann welken sie und lassen die nun mehr oder weniger mit Blütenstaub bepuderten Mückchen heraus, so daß diese nun in anderen Blüten die Bestäubung vollziehen können. Bemerkenswert ist, daß diese Einrichtung der „Kesselfallenblüte" sich bei einer ganz anderen Familie, den Aronstabgewächsen — z. B. bei unserem einheimischen Aronstab (Arum maculatum) — sinngemäß wiederholt (Abb. 293c), aber unter Benutzung ganz anderer Pflanzenteile. Denn es handelt sich beim Aronstab nicht um eine einzelne Blüte, sondern um einen ährenförmigen Blütenstand, der von einem unten einen Kessel bildenden Hochblatte eingeschlossen ist. Auch sitzen die Sperrhaare nicht an diesem Hochblatte, sondern an der Achse des Blütenstandes, die oben in einen violetten Kolben ausläuft. Trotz dieser ganz abweichenden morphologischen Verhältnisse entspricht jedoch die Funktion der Einrichtung ganz dem Verhalten bei der Osterluzei.

Ganz besonders wirksam im Sinne der Fremdbestäubung sind solche Bauarten der Zwitterblüten, die durch die Art der Anordnung von Staubgefäßen und Stempeln, unter Umständen gleichzeitig auch durch die Beschaffenheit des Pollens, die Selbst-

bestäubung unmöglich machen. Von den zahlreichen Beispielen dieser Art seien nur zwei aus der heimischen Flora kurz betrachtet. Als erstes Beispiel diene die schon mehrfach erwähnte Gattung Iris (Schwertlilie, Abb. 294a). Der auf dem unterständigen Fruchtknoten stehende Griffel trägt hier drei blattförmige Anhänge, die Griffelblätter, und jedes von diesen besitzt an seiner Unterseite ein Häutchen, dessen dem Griffelblatt zugekehrte Fläche die empfängnisfähige Narbe darstellt — ein vortrefflicher Schutz gegen den eigenen Blütenstaub. Unter jedem Griffelblatt steht ferner eines der drei langen Staubgefäße, die ihre Staubbeutel von unten gegen die Griffelblätter drücken. Und darunter endlich befindet sich je eines der drei äußeren Perigonblätter, während die inneren, nach oben gebogenen Perigonblätter keine hier nennenswerte Rolle spielen. Kriecht nun ein Insekt, etwa eine Hummel, in den Zwischenraum zwischen Perigonblatt und Griffelblatt, um aus der Perigonröhre Nektar zu saugen, so streift es mit seinem Rücken die Staubbeutel und beladet sich mit Pollen, der in einer anderen Blüte an dem Häutchen abgestreift wird und so auf die Narbenfläche gelangt. Außer durch diesen sonderbaren Schutz der Narben gegen den eigenen Blütenstaub ist die Selbstbestäubung — fast möchte man sagen: zum Überfluß — auch noch durch Dichogamie vermieden, indem nämlich die Staubbeutel in ihrer Reife den Narben voraneilen.

Als zweites Beispiel wählen wir die Blüte einer unserer Knabenkrautarten (Orchis, Abb. 294d). Hier ist die klebrige, glänzende Narbe die obere Endfläche des unterständigen Fruchtknotens und befindet sich unmittelbar über dem Sporneingang, gewissermaßen ein schräges Dach über diesem Eingang bildend. Darüber aber steht das einzige Staubgefäß der Blüte, ein kleines Blättchen mit zwei Staubfächern, deren Pollen nicht herausfällt, sondern je einen zusammenhängenden Klumpen bildet, der nur mit Gewalt herausgezogen werden kann, wenn die Staubfächer aufgesprungen sind. Das aber geschieht, wenn eine Biene oder Hummel den Kopf gegen den Sporneingang drückt und dabei zwei durch einen elastischen Stiel mit den Pollenklumpen verbundene Klebballen berührt. Beim Zurückziehen des Kopfes zieht es die Pollenklumpen nebst Stiel aus ihren Staubfächern heraus und stößt mit ihnen dann gegen die Narbe einer anderen Blüte. In diesem Beispiele ist es hauptsächlich die Beschaffenheit des Pollens, wodurch die Selbstbestäubung wirksam vermieden wird, während die übrigen Eigenschaften der Blüte ergänzend hinzutreten und die Fremdbestäubung sichern.

Ein anderes Mittel, das nach den Untersuchungen von Darwin und Hildebrand im Dienste der Kreuzung steht, ist die Heterostylie, zu deutsch etwa „Verschiedengriffligkeit". Das bekannteste Beispiel bietet die Gattung Primula, z. B. unsere Frühlingsschlüsselblume (Primula elatior, Abb. 295). Die Blüten dieser Pflanzen sind von zweierlei Bau: langgrifflige mit niedriggestellten und kurzgrifflige mit hochgestellten Staubbeuteln, und zwar derart, daß Narben und Staubbeutel von zwei verschiedenartigen Blüten in gleicher Höhe stehen. Niemals bringt eine Pflanze beide Blütenarten hervor, so daß die Art Primula elatior erst durch ein Paar von Pflanzenindividuen repräsentiert wird, wie eine Weidenart durch ein männliches und ein weibliches Exemplar. Mühevolle Bestäubungsversuche der beiden genannten Forscher haben uns das Ergebnis geliefert, daß die wirksamsten Bestäubungen immer diejenigen sind, die sich zwischen Narbe und Staub-

Abb. 295. Die Frühlingsschlüsselblume (Primula elatior). a langgrifflige Pflanze, b langgrifflige Blüte, c und d deren Narbenpapillen und Pollenkörner. e kurzgrifflige Blüte, f und g ihre Narbenpapillen und Pollenkörner.

beutel gleicher Höhenstufe abspielen, d. h. durch gegenseitige Übertragung des Blütenstaubes zwischen einer langgriffligen und kurzgriffligen Pflanze. Künstlich herbeigeführte Selbstbestäubung erwies sich als wenig erfolgreich. Die Ursachen für diese geringe Wirksamkeit hat man in folgenden Tatsachen erkannt. Die Pollenkörner der beiden Blütenformen sind verschieden groß, und die kleinen Pollenkörner der kurzen Staubgefäße liefern Pollenschläuche, die für die langen Griffel zu kurz sind. Die großen Pollenkörner der langen Staubgefäße aber haften nicht recht auf den Narben der kurzen Griffel, weil die Narbenpapillen hier zu eng stehen, während sie auf den Narben der langen Griffel entfernter stehen und ihr Abstand der Größe des Pollenkorns entspricht. — Zahlreiche Pflanzenarten, von denen hier nur das Lungenkraut (Pulmonaria), die Wasserfeder (Hottonia), der Buchweizen (Fagopyrum) und die Arten der Gattung Forsythia genannt seien, verhalten sich ebenso wie die Gattung Primula. Dagegen gibt es auch noch eine dreigestaltige Heterostylie, in der Weise, daß mit einer gewissen Griffellänge stets zwei verschiedene Staubgefäßlängen in einer Blüte vereinigt sind. So verhält sich z. B. der Weiderich (Lythrum salicaria), von welchem es dementsprechend langgrifflige, mittelgrifflige und kurzgrifflige Individuen gibt. Für die Wirksamkeit der Bestäubungen gilt Entsprechendes wie für Primula, so daß also auch hier die Natur ganz offenkundig die Kreuzbestäubung bevorzugt.

Daß zu den bisher geschilderten Mitteln, Selbstbefruchtung zu verhüten, häufig auch noch das Mittel einer völligen oder relativen Selbststerilität (Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Blütenstaub) kommt, ist für mehrere Fälle schon erwähnt worden, so für die Feuerlilie und die Primeln. Es soll aber hier als ein Mittel von unter Umständen großer Wirksamkeit noch einmal betont werden.

b) Beziehungen der Geschlechter im Tierreich.

Die verhältnismäßige Passivität der festgewurzelten Pflanze, welche für die Sicherung der Fortpflanzung die Hilfe des Windes, des Wassers und der Tiere nötig macht, ist bei den Tieren einer hochgradigen Aktivität gewichen. Dazu kommt, daß die zwittrige Ausbildung der Individuen, wie schon früher erörtert wurde, zur Ausnahme geworden ist; und so liegen denn die Fortpflanzungsverhältnisse der Tiere wesentlich anders als bei den Pflanzen.

Braſilianiſche Blattſchmetterlinge, fliegend und ſitzend.
Oben: Siderone archidona. Unten: Anaea morrus.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Die Hauptrolle beim Sichfinden der Geschlechter übernehmen die Sinnes- und Bewegungsorgane. Besonders bei manchen Insekten zeigt sich, daß das Männchen der Beweglichkeit und eines entwickelten Spürsinnes zur Aufsuchung des anderen Geschlechts bedarf, was oft zu hochgradigen Verschiedenheiten beider Geschlechter in der Ausbildung der genannten Organe führt. Wir denken da zunächst an die besonders starke Ausbildung der blättrigen Fühlerkeule beim Maikäfermännchen (Abb. 296c), die bekanntlich der Sitz der mikroskopischen Geruchsorgane ist, und an ähnliche Unterschiede im Bau der Geruchsorgane (Fühler) bei den Spinnern unter den Schmetterlingen. Dazu kommen Beobachtungen, die ein ganz unglaublich feines Witterungsvermögen mancher Schmetterlingsmännchen beweisen. So lockte ein einziges, in Gefangenschaft frisch ausgeschlüpftes Weibchen von Saturnia pavonia innerhalb $6^1/_2$ Stunden 127 Männchen dieser Art herbei. Da die Art in der betreffenden Gegend (Schweiz) als selten galt, müssen die Tiere sich aus sehr weitem Umkreise zusammengefunden haben. Außer den Geruchsorganen können auch die Augen der Männchen eine stärkere Ausbildung erfahren. Dafür bieten die Drohnen der Honigbiene ein auffälliges Beispiel (Abb. 296a). Bei ihnen sind die Netzaugen so groß geworden, daß sie sich oben in der Mitte des Kopfes berühren.

Bei manchen Insekten sind die Flügel verkümmert. Es gibt aber zahlreiche Beispiele dafür, daß die Männchen von dieser Rückbildung ausgeschlossen sind. So sind z. B. die Weibchen der bekannten Schildläuse, wie wir sie unter anderem an Myrten, Oleandern, Palmen usw. finden, ganz flügellos. Die Männchen aber sind mit Flügeln versehen und können somit fliegend die Weibchen aufsuchen. Ähnlich ist es bei manchen Schmetterlingen, wie dem Frostspanner (Cheimatobia, Abb. 101) und Bürstenspinner (Orgyia).

Duftstoffe spielen übrigens nicht nur als Anlockungsmittel für die Männchen, sondern auch als Werbemittel sicherlich eine bedeutende Rolle und sind dann den Männchen eigentümlich, seltener auch den Weibchen. Hierher gehören die aus besonderen Drüsen abgesonderten Geruchsstoffe der männlichen Biber, Moschustiere, Hirsche, Ziegen, Raubtiere sowie der Krokodile. Auch viele Schmetterlingsmännchen erzeugen einen Duft, der unter Umständen selbst dem stumpfen menschlichen Geruchsorgan wahrnehmbar ist, vor allem dann, wenn man den Flügel eines Männchens, z. B. vom Rübenweißling, sanft zwischen den Fingern reibt. Der Duft rührt in diesem Falle von besonderen, pinselartig endenden Duftschuppen her, die dem Weibchen fehlen. Sie sind bei den Weißlingen und Bläulingen gleichmäßig über die Flügeloberseite verteilt, bei manchen anderen Schmetterlingen aber zu besonderen Duftapparaten vereinigt. Auch an den Beinen und am Hinterleibe der Schmetterlinge können Duftapparate auftreten (Abb. 296). Außerdem sind sie noch bei einigen anderen Insekten nachgewiesen.

Während die Unvollkommenheit unserer Geruchsorgane in manchen Fällen den Nachweis des Duftes erschwert, sind wir über die Stimmapparate und ihre Funktion besser unterrichtet. Jedermann kennt die musizierenden Heuschrecken, auch wohl die Grillen und Zikaden. Bei den Laubheuschrecken trägt der rechte Vorderflügel, der den linken Flügel bedeckt, an seiner Unterseite eine Schrillader, deren Zähnchen über eine Schrillkante des unteren Flügels hinstreichen. Gleichzeitig wird ein danebenliegender, dünnhäutiger Flügelteil, der Spiegel, mit in Schwingungen

Abb. 296. a Kopf einer Drohne, b einer Bienenkönigin, um den Unterschied der Augen zu zeigen. c Kopf eines männlichen, d eines weiblichen Maikäfers, um den Unterschied der Fühler zu zeigen; e ein Stück eines Fühlerblättchens mit den Geruchsgrübchen. f Männchen von Danais septentrionalis mit ausgestülpten Duftpinseln (nach Doflein). g Duftschuppe vom Flügel eines Weißlings.

versetzt und dient damit wohl der Schallverstärkung. In ähnlicher Weise — also mit Hilfe der aneinandergeriebenen Vorderflügel — musizieren auch die Grillen, während die Feldheuschrecken, zu denen die Wanderheuschrecken und die „Heuspringer" gehören, eine gezähnte Schrilleiste an der Innenseite der Hinterschenkel gegen eine vorspringende Ader der Flügeldecken reiben. Die Zikaden, die in wärmeren Gegenden ihr Gezirpe ertönen lassen, verfahren nach einem anderen Prinzip. Sie erzeugen die Schallschwingungen, indem sie durch mit Stimmbändern versehene Atemlöcher ihrer Hinterbrust Luft ausstoßen; ihre Methode erinnert durch die Vereinigung des Stimmapparates mit den Atmungsorganen an das Verfahren der stimmbegabten Wirbeltiere. Bei allen diesen Insekten, sowie noch einer Reihe anderer, finden wir Stimmapparate fast nur bei den Männchen, und es ist danach wohl kein Zweifel, daß es sich um Werbemittel im Dienste der Fortpflanzung handelt. — Allbekannt sind die Stimmen der Wirbeltiere, von den wenig musikalischen Lauten der Frösche und Unken und der unmelodischen Katzenmusik bis zum vielbewunderten „Kunstgesang" der Singvögel. Bei niederen Wirbeltieren ist nur das Männchen stimmbegabt, während bei den Vögeln auch die Weibchen eine Stimme haben, jedoch meistens vom Männchen an Stimmitteln übertroffen werden. Daß außer der Kehlkopfstimme auch Instrumentalmusik in Frage kommt, mag erwähnt werden. Am bekanntesten ist das Schnabelklappern des Storchenmännchens und das „Trom-

meln" des Spechtes, der zur Paarungszeit Aststummel und Ähnliches durch Schnabelhiebe in Schwingungen versetzt. Unter den einheimischen Säugetieren sind wegen ihrer Brunstmusik besonders die männlichen Hirsche zu nennen.

Auch die Schmuckformen und Schmuckfarben, wie wir sie bei so vielen männlichen Tieren beobachten, sind als Werbemittel gedeutet worden, und wir müssen einen Blick auf sie werfen, bevor wir in eine Kritik dieser Deutung eintreten. *Schmuckfarben* treten bei manchen Tieren nur zur Paarungszeit auf, wie bei den Stichlingen, Forellen und Molchen, während sie bei anderen ein dauernder Besitz der Männchen sind, so vor allem bei Schmetterlingen und Vögeln. Als Beispiel für *Schmuckformen* seien nur erwähnt: die Schwanzfedern des Haushahnes und des Pfauen; die Schmuckfedern der Paradiesvögel und Kolibris; die Löwenmähne und der Ziegenbart; die Hautlappen des Hahnes, des Puters und der Kammolche; die „Hörner" der Nashorn- und Herkuleskäfer.

Zu solchen körperlichen Vorzügen der Männchen kommen dann auch noch gewisse, offenbar durch den Fortpflanzungstrieb ausgelöste *Instinkttätigkeiten*. So stellt der Pfau sein Schwanzgefieder erst in das rechte Licht, indem er die Federn fächerartig aufrichtet. Der Auerhahn und der Birkhahn sind bekannt durch ihre Balzkünste; und in neuerer Zeit hat man auch bei manchen Spinnen die wunderlichsten, der Begattung vorhergehenden Tanz- und Balzstellungen der Männchen kennen gelernt. Das Männchen eines papuanischen Paradiesvogels (Amblyornis inornata) stellt einen mit grünem Moosteppich, bunten Blumen und Käferflügeln geschmückten Spielplatz her. Die australischen *Laubenvögel* (Chlamydodera) bauen sogar Laubengänge aus Reisig, die mit Schneckengehäusen, Blumen usw. verziert werden und ebenfalls als Spielplatz für beide Geschlechter dienen (Abb. 297).

Wenn wir uns jetzt zur Deutung der besprochenen „Werbemittel" wenden, so müssen wir klar darüber sein, daß wir hier, wie bei allen Erscheinungen der lebenden Natur, zwei grundverschiedene Fragen stellen können, erstens die Frage nach der *Entstehung* der betreffenden Geschlechtsmerkmale — und zwar wäre hier noch wieder die Entstehung im individuellen Leben, also die physiologische Bedingtheit, von der stammesgeschichtlichen Entstehung zu unterscheiden! —, zweitens die Frage nach der *Verwendung* oder dem „Zweck" jener Merkmale. Im Anschluß an *Darwin* hat man sich lange Zeit damit begnügt, ohne Bedenken alle erwähnten Eigenschaften ohne weitere Prüfung als Werbemittel zu betrachten, die der auswählenden Tätigkeit der Weibchen ihren Ursprung verdanken. Indem stets die mit den lockendsten Eigenschaften bedachten männlichen Individuen bei der Fortpflanzung bevorzugt wurden, sollten sich die sekundären Geschlechtsmerkmale aus unscheinbaren Anfängen durch „*geschlechtliche Zuchtwahl*" allmählich bis zur heutigen Höhe gesteigert haben. Es muß zugegeben werden, daß in manchen Fällen diese Erklärung gewiß zutrifft. So kann man z. B. durch Experimente beweisen, daß Schmetterlingsweibchen durch den Duft der Männchen ihrer Art geschlechtlich erregt und der Begattung zugänglich gemacht werden. Beruht doch hierauf sogar eine Methode zur Gewinnung von Schmetterlingsbastarden, indem man nämlich das Weibchen durch ein in der Nähe befindliches Männchen der eigenen Art zur Zulassung eines fremden Männchens bringt. Auch die Musik der Männchen scheint z. B. bei den Grillen auf die Weibchen zu wirken. Ob aber eine etwas „schönere" Gestaltung oder Färbung eines Männchens

Abb. 297. Spielplatz eines australischen Laubenvogels (Chlamydodera). Der Boden ist vom Männchen mit Schneckenschalen bestreut.

von den Weibchen empfunden wird, das ist mehr als zweifelhaft. Die starke Variabilität mancher Käfermännchen nach der Größe und nach der Ausbildung von Zieraten ist bekannt. Aber Anzeichen einer Auswahl durch die Weibchen fehlen völlig. Dazu kommt bei den Wassertieren noch, daß im Wasser das einfallende Licht durch eine mehr oder minder starke Farbenabsorption stark verändert ist, so daß z. B. manche Farbenunterschiede des „Hochzeitskleides" männlicher Fische, die uns bei vollem Tageslichte auffallen, im Wasser bei einiger Tiefe schwinden und auch unter der Annahme eines „farbentüchtigen" Fischauges nicht mehr wahrnehmbar sein können.

Solche Tatsachen müssen uns dazu führen, für derartige Fälle von einer Deutung im Sinne der geschlechtlichen Zuchtwahl abzusehen und uns auf die Frage nach der physiologischen Bedingtheit zurückzuziehen. Eine sehr bemerkenswerte Beobachtung, die ein wichtiges Schlaglicht auf diese Verhältnisse wirft, besteht darin, daß Gründlinge (Gobio), wenn man sie in reinem Sauerstoff liegen läßt, Prachtfarben annehmen, wie man sie sonst nur am Hochzeitskleid der Fische sieht. Der Schluß liegt also nahe, daß z. B. auch der in der Brunstzeit überaus erregte männliche Stichling sein Hochzeitskleid einer gesteigerten Atmung verdankt. Daß tatsächlich viele Tiere in der Brunstzeit eine nur aus der Veratmung von Stoffen erklärbare Abmagerung erfahren, ist bekannt. Der Rehbock z. B. verliert in dieser Periode seines Lebens etwa 9% seines Körpergewichtes. So ist also sicherlich mancherlei Auffallendes im „Liebesleben" der Tiere, ohne daß eine Zweckdeutung angebracht wäre, rein aus physiologischen Ursachen heraus zu erklären. Vielleicht ist eine ganz allgemeine

physiologische Ursache, auch für die bleibenden sekundären Geschlechtsmerkmale der Männchen, in der Tatsache zu finden, daß das männliche Geschlecht in der für die Fortpflanzung erforderlichen Stoffproduktion hinter dem weiblichen stark zurücksteht. So wiegt nach Hesse („Tierbau und Tierleben") der Hode des Grasfrosches 1,1% des Körpergewichtes, der Eierstock 33,3%. Das Weibchen leistet also stofflich etwa 30mal so viel wie das Männchen, ein Verhältnis, das für das Männchen wohl noch ungünstiger wird, wenn wir die Eier und das Sperma der Masse nach vergleichen. Hesse hat es auf Grund derartiger Betrachtungen, die wir hier nicht weiter verfolgen können, wahrscheinlich gemacht, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale, physiologisch betrachtet, Überschußbildungen sind aus den Ersparnissen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte. Das schließt natürlich nicht aus, daß die geschlechtliche Zuchtwahl dort, wo der seelische Stand der betreffenden Tiergruppe dem Weibchen ein Wählen ermöglichte, eine zweckmäßige Steigerung dieser Merkmale bewirkt hat.

Während wir uns bei der Deutung mancher Merkmale als Werbemittel auf einem etwas unsicheren Boden befinden, liegen die Dinge bei den Waffen der Männchen günstiger. Schon bei Krebsen, Insekten, Eidechsen und Krokodilen beobachtet man Kämpfe zwischen den Männchen um den Besitz eines Weibchens, und noch häufiger treten sie bei den Warmblütern auf, namentlich bei den in Polygamie lebenden Arten, also bei Hühnern, Kampfhähnen, Straußen, Huftieren, Seelöwen. Allgemein bekannt sind die hierbei benutzten Waffen, wie der Sporn des Hahnes, Gehörn und Geweih der Huftiere, die Hauer des Ebers, alles Bildungen, die dem Weibchen meistens fehlen.

c) Fürsorge für die Nachkommen im Tier- und Pflanzenreich.

Fürsorge der Pflanzen. Wenn wir unter Fürsorge für die Nachkommen alles verstehen wollen, was ein Organismus durch seine Entwicklung an günstigen Vorbedingungen für die Verbreitung und Entwicklung der Nachkommen schafft, so können wir auch bei den Pflanzen von einer solchen Fürsorge reden. Alle schützenden Hüllen für Samen und Früchte, alles im Samen aufgespeicherte Baumaterial, alle Vorrichtungen der Früchte oder Samen zur Verbreitung durch Tiere, durch den Wind und durch das Wasser sind schließlich Produkte der Mutterpflanze, die dem Nachkommen mitgegeben werden. Aber erst das freibewegliche Tier läßt weitergehende, auf Instinkten beruhende Maßnahmen erkennen, die man als Brutpflege (im engeren Sinne) bezeichnet, zu der die schon früher behandelte Anhäufung von Nahrung im Ei sowie die Ernährung im Fruchthalter nicht mehr zu rechnen ist.

Fürsorge der Tiere. Die Grundlage der Brutpflege wird, wie schon gesagt, von Instinkten gebildet, welche in erster Linie dem Weibchen, in anderen Fällen aber auch dem Männchen eigentümlich sind. Da sehen wir z. B. Luftbewohner, wie die Libellen und Eintagsfliegen, ihre Eier an Wasserpflanzen oder frei in das Wasser ablegen, dem sie selbst entstiegen sind. Seeschildkröten verlassen das Meer, um ihre Eier, in stammesgeschichtlicher Erinnerung an die landbewohnenden Vorfahren, im warmen Sande zu vergraben. Gewisse Landkrabben, sowie der Palmen-

dieb (Birgus latro), kehren zum Meere zurück, dem sie entstammen, um dort ihrer Brut, einer uralten Tradition gemäß, die nötigen Entwicklungsmöglichkeiten zu bieten. Dabei sind nicht selten bedeutende Wanderungen auszuführen. Auch der Wanderungen der Fische erinnern wir uns: wie die Lachse z. B. die weite und gefährliche Reise aus dem Meere in die Quellflüsse der großen Ströme unternehmen, um dort zu laichen, oder wie bei den der Geschlechtsreife entgegengehenden Aalen wieder der Wandertrieb erwacht, der sie in den Ozean zurücktreibt, dessen fernen Tiefen sie in früheste Jugend unter Mühen und Gefahren entstiegen sind. Und sollen wir nicht auch schon hier der Massenwanderungen der Vögel gedenken, die auch nichts anderes tun als jene Fische, wenn sie immer wieder sich zurückgezogen fühlen dahin, wo sie selbst einst das Licht der Sonne zuerst erblickten, um dort unter altgewohnten Bedingungen ihre Brut großzuziehen! Diese, im Dienste der Fortpflanzung stehenden Wanderungsinstinkte gehören ja zu den anziehendsten Kapiteln des Tierlebens. Auffallend sind auch die Gegensätze, die sich bisweilen zeigen zwischen den Fortpflanzungsgewohnheiten und den Ernährungsgewohnheiten der fertigen Insekten. Welch ein Gegensatz zwischen der Lebensweise der uns als Blütenbestäuber bekannten Blumenfliegen (Eristalis) und ihrer Fürsorge für die Brut, die darin besteht, daß die Eier in übelriechendes Wasser oder Jauche abgelegt werden, wo sie sich zu den mit langem Atemrohr versehenen Rattenschwanzmaden entwickeln (Abb. 298). Und wie auffallend ist der Instinkt, der die Schlupfwespen treibt, ihre Eier in Raupen zu versenken, wo sie selbst doch Blütenbesucher sind, oder gar in Käferlarven, die, im Holze lebend, noch erst aufgespürt werden müssen. Zu den Instinkten kommen aber vielfach noch besondere Körpereinrichtungen in Gestalt von Legeröhren oder Legebohrern. Ein kleiner einheimischer Fisch, der Bitterling (Rhodeus amarus) hat im weiblichen Geschlechte — aber nur zur Zeit der Eiablage — eine schlauchförmige Legeröhre (Abb. 299), die fast die Länge des ganzen Tieres erreicht. Er benutzt sie, um seine Eier zwischen die Kiemenblätter der Teichmuscheln zu versenken, wo sie ihre Entwicklung durchmachen und den Vorteil einer vortrefflichen Versorgung mit Sauerstoff, durch den Atemwasserstrom der Muscheln, genießen. Bekannt sind ferner die Legeröhren der Heuschrecken zur Unterbringung der Eier an Pflanzenteilen in der Erde oder die ähnlichen Organe der Schlupfwespen und Holzwespen, die oft erhebliche Mühe bei der Versorgung der Eier aufwenden müssen.

Abb. 298. Eine Blumenfliege (Eristalis tenax) und ihre wasserbewohnende Larve (mit Atemrohr).

Als Ort zur Unterbringung der Eier wird wohl alles ausgenutzt, was sich den Tieren darbietet. Hier sind zu nennen: der Erdboden, Felsspalten, das Wasser, Stengel und Blätter von Wasserpflanzen, unterirdische Pflanzenteile, Ritzen der Rinde von Bäumen, das Holz der Bäume, Stengel, Blätter und Blüten. Bei den Insekten und Spinnen kommt häufig noch die Kunstfertigkeit des

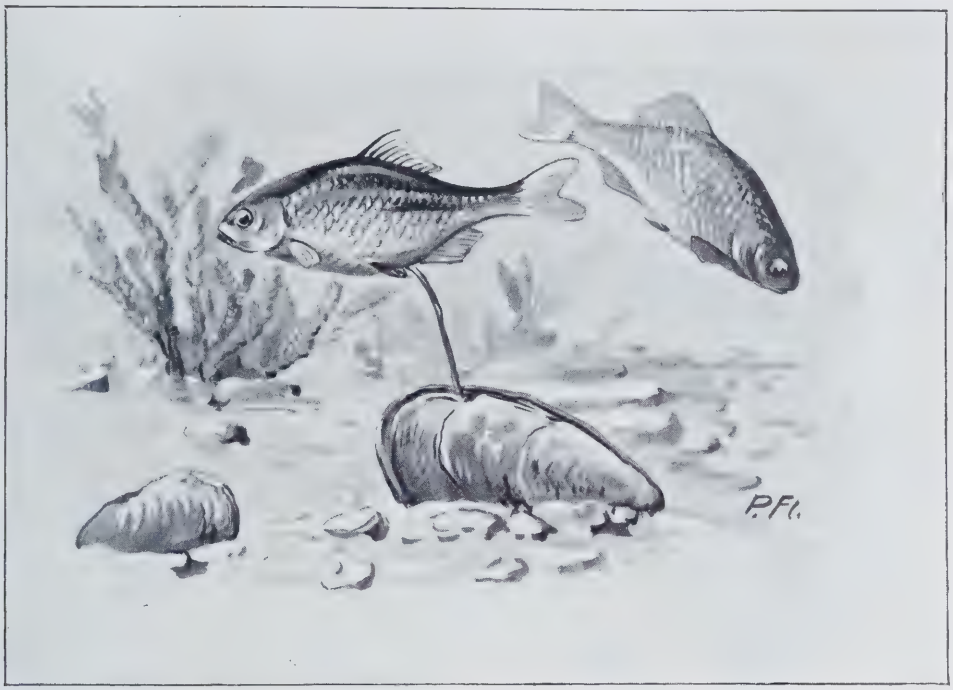


Abb. 299. Bitterlinge (Rhodeus amarus). Das Weibchen legt mittels einer Legeröhre Eier in die Kiemenhöhle einer Teichmuschel.

Spinnens als Mittel zur Verbergung und Umhüllung der Eier hinzu. In ihren Einzelheiten sind diese Methoden oft von höchstem Interesse. Doch würde eine eingehendere Besprechung über den Rahmen dieses Werkes hinausgehen. Werke wie „Brehms Tierleben" oder Hesse-Doflein: „Tierbau und Tierleben" bieten dem dafür interessierten Leser reichen Stoff. Wir wollen uns auf die Heraushebung einiger Beispiele beschränken, die geeignet sind zu zeigen, wie die Unterbringung der Eier nicht nur auf den Schutz der Brut, sondern sehr oft auch auf Darbietung geeigneter Nahrung hinzielt. Wenn Insekten mit pflanzenfressendem Larvenstadium ihre Eier an die richtigen Futterpflanzen legen, der Kohlweißling z. B. an die Unterseite von Kohlblätter, das Tagpfauenauge an Brennesseln, die Stachelbeerblattwespe an Blätter des Stachelbeerstrauches, der Pappelbockkäfer an Pappelzweige, die zahlreichen Eichengallwespen an Eichenblätter, Eichenblattknospen, Eichenrinde und Eichenwurzeln und so fort bis ins Unzählbare, so bedeutet das in allen diesen Fällen eine bewundernswerte Ausrüstung der betreffenden Insekten mit einem der Brutentwicklung dienenden Nahrungsinstinkt. Besonders merkwürdig erscheinen darunter diejenigen Fälle, in denen es an den Pflanzen zu Gallenbildungen (Abb. 300), d. h. zu Wucherungen kommt, die oft einen hohen Grad von „Zweckmäßigkeit", nicht für die Pflanze, sondern für das an und in ihr schmarotzende Tier erkennen läßt, also „fremddienliche" Zweckmäßigkeit. Gallen werden nicht nur durch Gallwespen, sondern auch durch einige Blattwespen, durch Gallfliegen, Gallmücken, einzelne Käfer, durch gewisse Kleinschmetterlinge, sowie

Abb. 300. Eichenblatt mit drei verschiedenen Arten von Gallen.

durch Gallmilben hervorgebracht. Die bekannten Eichengallwespen bohren z. B. mit ihrem Legestachel junge Eichenblätter an und versenken in jedes Loch ein Ei. Das Ei und die ausschlüpfende Larve, bei gewissen Gallinsekten auch wohl ein Tröpfchen Gift, welches das Muttertier in die Pflanzenwunde fließen läßt, üben nun einen derartigen Reiz auf das umgebende Pflanzengewebe aus, daß dieses beginnt, in höchst merkwürdiger Weise zu wuchern. Es entsteht gewissermaßen ein neues Organ der betreffenden Pflanze, das nicht nur imstande ist, in ganz gesetzmäßiger Weise zu wachsen, sondern das so eingerichtet ist, daß es dem Insekt eine ausreichende Nahrungsmenge für die Dauer seiner ganzen Entwicklung darbietet. Nicht weniger als 86 Gallwespenarten sind an unseren Eichen nachgewiesen, und alle erzeugen sie Gallen von besonderen Eigenschaften, von besonderer Größe, Form, Farbe, Behaarung usw. Als weitere Beispiele seien nur noch die einem Moosklumpen ähnelnden, vielkammerigen Gallen der Rosen-

Abb. 301. Der ägyptische Pillendreher (Ateuchus sacer) bei der Herstellung der Brutpille aus Tierdünger.

gallwespe, die durch Gallmücken hervorgerufenen Gallen der Weidenblätter, die von Pflanzenläusen der Gattung Chermes erzeugten, ananasähnlichen Gallen der Fichten, die so häufigen Milbengallen — monströs vergrößerte Knospen — des Haselnußstrauches.

Abb. 302. Trichterwickler (Rhynchites) bei der Arbeit (an den beiden Blättern rechts). Links unten eine fertige Blattdüte. Rechts der Käfer, vergrößert.

Während bei der Erzeugung der Gallen von keiner Kunstfertigkeit der verursachenden Insekten die Rede ist, sondern die Pflanze es ist, die auf einen irgendwie von dem Insekt ausgehenden Reiz hin das Gallengebilde, nach zum Teil in ihr selbst begründeten, zum Teil durch die Art des Reizes bedingten Gesetzen, erzeugt, wendet in anderen Fällen das Tier nennenswerte angeborene Kunstfertigkeiten auf. Hier sei nur auf die von gewissen Rüsselkäfern erzeugten Blattrollen, in welche die Eier abgelegt werden, hingewiesen. Am bekanntesten sind die trichter- oder dütenförmigen Blattrollen des Birkentrichterwicklers (Rhynchites betulae, Abb. 302). Eine ganz andere Arbeit leisten die Mistkäfer, wenn sie die von ihnen hergestellten Erdröhren mit Dünger füllen, um für die aus dem beigefügten Ei entschlüpfende Larve die nötige Nahrung bereitzustellen. Der heilige Pillendreher der Mittelmeerländer, z. B. Ägyptens, bringt in eine von ihm hergestellte Erdhöhle eine mit einem Ei belegte Kugel („Pille"), die er aus Schafmist verfertigt und oft über größere Strecken fortrollt (Abb. 301).

Brutpflege im engeren Sinne. Versorgung der Brut mit Nahrungsvorräten ist auch bei den Hautflüglern (Hymenopteren) weit verbreitet. Es sei an die Grabwespen erinnert, die in sandigem Boden Röhren anlegen, um im erweiterten Ende Raupen und andere Insekten, die durch Stiche in die Nervenknoten (Ganglien) gelähmt oder getötet sind, als Larvennahrung aufzuhäufen. Auch einzellebende Bienen — „einzellebend" im Gegensatz zu den staatenbildenden Honigbienen und

Abb. 303. Eine Wolfsspinne mit ihrem Eierballen, eine bekannte Spinnenbrutpflege.

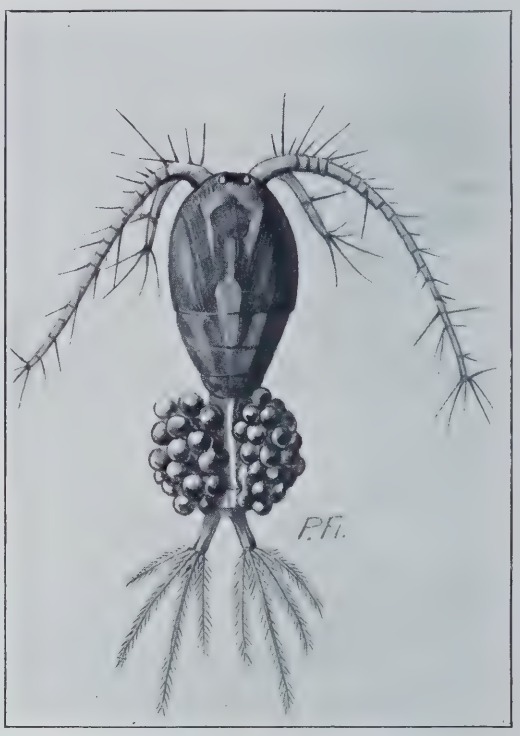


Abb. 304. Ein Spaltfußkrebs (Cyclops), Weibchen mit 2 Eierballen.

Hummeln — fertigen Röhren im Boden an und tragen Blütenstaub und Honig als Futter für ihre Larven ein. Manche Arten benutzen auch wohl hohle Stengel; auch höhlen sie markhaltige, abgestorbene Stengel aus, um in diese ihre Zellen einzubauen, oder sie benutzen endlich Fels- und Mauerspalten dafür. Auch unter den echten Wespen, den Faltenwespen, gibt es einzeln lebende Formen, wie z. B. die Pillenwespe (Eumenes), die runde Lehmzellen an Zweige, Zäune und Mauern klebt, in welche sie Raupen einträgt. Eine verwirrende Fülle von Abstufungen der durch diese Beispiele angedeuteten Kunstfertigkeiten im Dienste der Brutpflege würden wir kennen lernen, wenn wir uns weiter in die Lebensweise der genannten Hautflüglergruppen vertiefen könnten.

Den Gipfel dieser Art von Brutpflege aber haben wohl diejenigen Arten erklommen, die zur geselligen Lebensweise übergegangen sind, also die staatenbildenden Honigbienen, Ameisen und Wespen, denn bei ihnen kommt zu den Kunstfertigkeiten, die sie entwickeln, noch die dauernde Beschäftigung mit ihrer Brut. Das ist ein ganz bedeutender Fortschritt gegenüber den bisher erwähnten Hautflüglern, die sich mit der Aufhäufung eines für die Entwicklung genügenden Nahrungsvorrates begnügen. Schon die Hummeln, in bezug auf Nestbau noch verhältnismäßig tiefstehend, üben in ihren meist unterirdischen Nestern eine derartige dauernde Brutpflege. Ihren Höhepunkt erreicht sie aber bei Honigbienen, Wespen und Ameisen, einmal durch die fortgesetzte Beschäftigung der „Arbeiterinnen" mit der Brut — besonders auffallend bei den Ameisen —, sodann durch den kunstvollen Zellen- und Nestbau, Dinge, auf die aber hier im einzelnen nicht eingegangen werden kann.

Die „persönliche" Beschäftigung der elterlichen Tiere mit ihrer Brut ist auch bei anderen Gliederfüßern zu finden. Schon das Umhertragen der kugeligen Eier-

Abb. 305. Seepferdchen (Hippocampus), Männchen mit Bruttasche an der Bauchseite.

pakete durch die Wolfsspinnen (Abb. 303) oder der den Hinterleibsanhängen angeklebten Eier bei höheren Krebsen, ganzer Eierballen bei den Spaltfußkrebsen (Abb. 304), sowie die Unterbringung der Eier in einem besonderen Brutraume bei den Wasserflöhen gehört hierher. Bei manchen Spinnen, z. B. den Tapezierspinnen, findet das Eierpaket in der kunstvoll geschaffenen, röhrenförmigen Wohnung dauernde Bewachung, bei unserer einheimischen Wasserspinne in einem seitens der Spinne unter Wasser mit Luft gefüllten, glockenförmigen Gespinst. Andere wirbellose Tiere als die Gliederfüßer zeigen, abgesehen vom Umhertragen der Eier, keine nennenswerte Dauerbrutpflege. Nur die achtarmigen Tintenfische seien erwähnt, deren Weibchen die an Tang usw. angeklebten Eier mittels des trichterförmigen Fußes dauernd mit einem Strom frischen Wassers versorgen.

Abb. 306. Die Brutpflege der Wabenkröte (Pipa americana).

Unter den Wirbeltieren beginnt die persönliche Brutpflege bereits bei den Fischen. Bei Seepferdchen (Abb. 305) und Seenadeln besitzen die Männchen zur Aufnahme der Eier an der Bauchseite eine Bruttasche, welche auch den ausgeschlüpften Jungen noch längere Zeit Schutz gewährt, und in welche die jungen Tiere in der ersten Zeit nach ihrem Ausschwärmen noch wieder zurückkehren. Bei den Stichlingen ist es ebenfalls das Männchen, das die Brutpflege betreibt (Taf. XXII), einmal durch den Bau eines Nestes, sodann durch die Bewachung und Verteidigung der Eier oder der ausgeschlüpften Jungen, sowie durch Zufächelung frischen Wassers zu den Eiern vermittels der Brustflossen. Einfacher verfährt das Männchen des Seehasen, eines bekannten Meeresfisches, indem es den Laich in Felslöchern ablegt. Aber auch dieser Fisch erzeugt einen Atemwasserstrom und beschützt die Eier wirksam vor Feinden. Diese wenigen Beispiele müssen genügen, um zu zeigen, wie sich die persönliche Brutpflege bei den Fischen abspielt. Bei den Amphibien kommt verschiedentlich ein Transport der Eier vor. Schon ein bei uns heimisches Tier, die Geburtshelferkröte, liefert ein hübsches Beispiel. Das Männchen wickelt sich die durch Gallertfäden zu Schnüren verbundenen Eier nach der Befruchtung um die Hinterbeine, um die Eier nunmehr etwa 3 Wochen lang auf dem Lande mit sich herumzutragen. Nach Ablauf dieser Zeit begibt es sich ins Wasser und verläßt dieses erst wieder, wenn alle Jungen als Kaulquappen ausgeschlüpft sind. Andere Amphibien tragen die Eier längere Zeit auf dem Rücken. Das auffälligste Verhalten dieser Art zeigt die Wabenkröte (Pipa americana, Abb. 306) Südamerikas. Hier ist es das Weibchen, das sich die Eier selbst auf den Rücken aufträgt, etwa 100 an Zahl, und zwar mit Hilfe eines ausstülpbaren Teiles des Enddarms. Jedes Ei wird dann,

indem die Rückenhaut zwischen den Eiern zu wuchern beginnt, in kurzer Zeit in eine Grube eingeschlossen, worauf die blutgefäßreichen Zwischenwände eine Gallerte ausscheiden, die wohl der Ernährung der Embryonen dient. Der Rücken des Weibchens sieht dann bald einer Bienenwabe ähnlich, aus deren Zellen schließlich die fertigen schwanzlosen Tierchen ausschlüpfen.

Diese bekanntesten Beispiele müssen zur Illustration der Amphibienbrutpflege genügen. Bei den Reptilien kommen so absonderliche Dinge nicht vor. Bekannt ist jedoch, daß die Krokodile sich vielfach in der Nähe ihrer im Sande vergrabenen oder unter Laub versteckten Eier aufhalten, und daß das Weibchen das Ausschlüpfen der Jungen erleichtert, indem es die Eier aus dem Sande herauswühlt. Riesenschlangen (Python) bewachen ihre Eier ebenfalls, indem sie sich um das Eigelege zusammenrollen. Doflein hat beobachtet, daß eine derartige Schlange 11 Wochen lang um die Eier aufgeknäuelt lag, ohne zu fressen. Als die Jungen ausgeschlüpft waren, kehrten sie anfangs des Abends in die Eischalen zurück, die vom Muttertier immer noch schützend umgeben waren.

Alles, was die bisher genannten höheren Tiere an Versorgung der Brut leisten, wird in den Schatten gestellt durch die Brutpflege der Vögel. Freilich gibt es noch manche Vögel, welche sich damit begnügen, die Eier ohne nennenswerte Vorbereitungen abzulegen, indem sie sie z. B. einfach in den warmen Sand einwühlen, wie die Strauße und der ägyptische Regenpfeifer, oder in einen Haufen faulender und sich dadurch erwärmender Blätter betten, wie das die australischen Großfußhühner tun. Im ersteren Falle wird die Sonnenwärme, im zweiten Falle die Gärungswärme für das Brutgeschäft ausgenutzt; bei den Straußen und dem ägyptischen Regenpfeifer kommt allerdings mindestens während der kalten Nachtstunden die Bebrütung durch den erwachsenen Vogel hinzu. Nichtsdestoweniger sind so primitive Methoden nur Ausnahmen. Im allgemeinen ist die Vogelwelt zu einer bewundernswerten Höhe der Brutpflege aufgestiegen. Am augenfälligsten zeigt sich das am Bau der Nester. Wenn wir den Begriff „Nest" zunächst im weiteren Sinne fassen, so können wir auch Höhlen in Felsen, im Erdboden und in Bäumen, in denen das Brutgeschäft erfolgt, mit dazu rechnen. Solche Höhlen sind aber in vielen Fällen nicht von den Vögeln selbst hergestellt, sondern es handelt sich um schon vorhandene Höhlen, zum Teil um solche, die von anderen Tieren, z. B. Kaninchen, angelegt wurden. Taubenarten z. B. nutzen alle soeben genannten Möglichkeiten aus. Es gibt aber auch Vögel, welche selbst derartige Niststätten herrichten. Es sei nur an unsere heimischen Uferschwalben erinnert, welche die Abhänge an Flußufern, in Sand- und Kiesgruben usw. zur Anlage von schützenden Erdröhren benutzen, und die man nach ihrer Tätigkeit mit zahlreichen anderen ausländischen Vogelarten wohl als Minierer zusammenfaßt. Größer ist die Arbeitsleistung der Spechte, welche ihren meißelförmigen Schnabel benutzen, um selbst Baumhöhlen herzustellen oder doch vorhandene Höhlen zu erweitern und zu glätten. Im Gegensatze dazu müssen die zur Meißelarbeit nicht befähigten Wendehälse und Meisen sich mit vorhandenen Höhlen begnügen. Das Nest im engeren Sinne, d. h. das weiche Lager für die Eier, kann in diesen Fällen einfach und kunstlos sein.

Die eigentlichen, vielbewunderten Kunstbauten ergeben sich erst bei den freien Nestanlagen, wie wir sie bei den meisten Vögeln finden. Aber auch hier bleibt es

Abb. 307. Nest eines Webervogels (Ploceus atrigula) (nach Doflein).

vielfach noch bei ganz einfachen Methoden. Viele Uferläufer z. B. legen ihre Eier auf den nackten Boden, indem sie entweder natürliche Vertiefungen ausnutzen oder solche durch drehende Bewegungen des Körpers erzeugen. Bei derartig ungeschützt abgelegten Eiern pflegt dann eine Schutzfarbe der Eischale, welche die Eier in ihrer natürlichen Umgebung wenig auffallen läßt, ergänzend hinzuzutreten. Erdnister ähnlicher Art sind die Nachtschwalben, Möwen, Seeschwalben, Kiebitze, Schnepfen, Feldhühner, Schwäne, Enten und Gänse. Nur kommt es in den meisten Fällen doch zu einer aus Grashalmen, feinem Reisig usw. hergestellten Nestmulde.

Erst bei den im Gezweige der Holzgewächse oder der Schilfdickichte, also oberhalb des Erdbodens nistenden Vögeln entwickelt sich die Nestbaukunst weiter. Auch hier beginnt die Reihe allerdings mit einfachen, flachen Reisigansammlungen, sogenannten Plattformnestern, wie sie z. B. von den Ringeltauben unserer Wälder angelegt werden. Ihnen reihen sich die Nester der Störche, Reiher, Krähen und Raubvögel an. Unter unseren Krähenvögeln ragt die Elster dadurch hervor, daß sie ihr Reisignest auch noch mit einem Reisigdache versieht.

Schon die Raben, Krähen und Raubvögel verfahren mit etwas mehr Kunst, indem sie die Reiser mehr oder weniger zusammenflechten. Die Hauptvertreter der Nestflechter liefern aber unsere Singvögel, wie Ammern, Drosseln, Kernbeißer, Dompfaff, Kreuzschnäbel. Manche verbinden die Flechtkunst aber auch mit der Maurerarbeit, so verwendet die Amsel Schlamm, die Singdrossel oft auch Kuhdung, die Graudrossel mit Speichel vermengtes, mulmiges Holz, um damit das aus Halmen geflochtene Nest von innen auszuschmieren, wozu dann noch eine weiche Einlage zur Bettung der Eier kommt. Werden die Niststoffe feinfaseriger, so können prächtige Webearbeiten (Abb. 307) entstehen, die gewissen Vögeln den Namen der „Weber" eingetragen haben. Schon unser Buchfink kann hierher gerechnet werden, wenn man sein innen aus Wolle und Federn, außen meist aus Moos und Flechten hergestelltes, kunstvolles Nest nicht lieber ein „Filznest" und ihn selbst einen „Filzmacher" nennen will. Wie verkleinerte Buchfinkennester muten uns, um auch einmal auf ausländische Vögel hinzuweisen, die zierlichen Kolibrinester an. Daran reiht sich das Nest unserer Schwanzmeise mit seitlichem Eingang, während die Beutelmeise gar ein hängendes, unten ausgebauchtes Sacknest mit nach unten gerichteter Ausgangsröhre macht. Auch die Pirole haben eine bemerkenswerte

Abb. 308. Der Schneidervogel (Orthotomus) und sein Nest.

Baukunst, indem sie ihre Nester in Astgabeln durch Umflechten der beiden Gabeläste aufhängen. Die kunstreichsten Bauten dieser Gruppe führen aber die in Afrika, Ostindien und Australien beheimateten Webervögel mit ihren hängenden Nestern aus (Abb. 307). Daß eine Anzahl tropischer Vögel sogar die Kunst des „Nähens" anwendet und deshalb „Schneidervögel" genannt werden können, sei noch kurz erwähnt. Der indische Schneidervogel z. B. bohrt in die Ränder von einigen benachbarten Blättern eines Baumes Löcher, durch die er Grashalme zieht, um die Blätter zu verbinden. In dem so erzeugten hängenden Beutel wird dann das Nest gebaut (Abb. 308).

Ein ganz anderes Handwerk, das aber nebenbei auch, wie wir sahen, schon von einigen Nestflechtern betrieben wird, üben die Maurervögel aus. Unsere Schwalbennester z. B. werden aus Lehm und Schlamm, oft unter Verwendung verbindender Fasereinlagen, hergestellt. Der südamerikanische Töpfervogel baut an Baumzweigen ein gewölbtes, mit zwei Kammern versehenes Lehmnest. Die Flamingos errichten in ihren wasserreichen Wohngebieten kegelförmige Türme aus Schlamm, um darauf das eigentliche Nest zu bauen. Daß Lehm und Erde bisweilen auch noch als zusätzliches Baumaterial dienen, sei noch kurz erwähnt. So mauern die Männchen der ostindischen Nashornvögel, die in Baumhöhlen brüten, ihre brütenden Weibchen so weit ein, daß nur eine Öffnung übrig bleibt, durch welche das Weibchen von außen her gefüttert werden kann.

Schon bei der Herstellung des „Mörtels", den die Schwalben und Nashornvögel verwenden, spielt als Bindemittel der Speichel dieser Tiere eine Rolle. Es gibt aber auch Vögel, die wir Speichelnestbauer nennen wollen, bei denen er zum haupt-

sächlichen Baustoff wird. Hier sind vor allem die ostindischen Salanganen zu nennen, turmschwalbenähnliche Vögel, die an Klippen und Felsen ihre fast ganz aus erhärtendem Speichel bestehenden Nester befestigen. Manche Arten mischen dem Speichel allerdings auch einige Fremdkörper, wie Grashalme und Federn, bei. Die davon freien Nester werden bekanntlich von den Chinesen als „eßbare Schwalbennester" geschätzt.

Schon diese an wenigen Beispielen erläuterte Übersicht über den Nestbau der Vögel läßt erkennen, welche mannigfaltigen Instinkte hier in den Dienst der Brutpflege gestellt sind. Eine Tätigkeit, für die wir bei den Fischen schüchterne Anfänge finden, ist bei den Vögeln zur höchsten Vollendung gediehen. Übrigens besteht zwischen dem Nestbau der Fische und der Vögel insofern ein Unterschied, als der Erbauer bei den Fischen das Männchen ist, während die Vogelnester hauptsächlich das Werk der Weibchen sind. Das Buchfinkennest z. B. wird nur vom Weibchen gebaut; in manchen Fällen wirken allerdings die Männchen mit, so bei den Uferschwalben. Das Zaunkönigmännchen baut sich sogar ein eigenes, sogenanntes „Schlafnest". Auch das Brüten, d. h. die Begünstigung der Embryonalentwicklung durch die Körperwärme des Vogels, ist in der Regel Sache des Weibchens, wenn auch die Männchen, z. B. beim Bussard, oft mit einspringen. Selten wird das ganze Brutgeschäft von den Männchen besorgt, wie beim amerikanischen Strauß und bei den Kasuaren.

Daß auch manche Säugetiere besondere Vorrichtungen zur Pflege der neugeborenen Jungen schaffen, ist bekannt; ja, einige Arten stellen geradezu Nester her, die an Vogelnester erinnern. Die kunstvoll mit Wolle, Haaren, Federn, Moos, Grashalmen ausgefütterten Brutkammern der Mäuse und Ratten können schon hierhergerechnet werden. Die aus Gras geflochtenen echten Nester der Zwergmäuse und Haselmäuse stehen im Bau freilich erheblich höher. Bekannt ist auch der Nestbau unserer Eichhörnchen, der allerdings nicht nur der Aufzucht der Jungen dient, ebenso wie auch die Schlafnester der Menschenaffen wohl wesentlich dem erwachsenen Einzeltier dienen. Daß im übrigen die Säugetiere die Erdhöhlen, in denen manche von ihnen hausen (Fuchs, Dachs, Kaninchen usw.), auch in den Dienst der Fortpflanzung stellen, und daß sie dann dort Vorkehrungen treffen, wie die Herstellung eines weichen Lagers für die Jungen, bedarf keiner weiteren Ausführung.

Von den Säugetieren wenden wir uns jetzt noch einmal zu den Vögeln, um noch die verschiedene Beschaffenheit kennen zu lernen, in der die Jungen dem Ei entschlüpfen. In vielen Fällen sind die Tierchen um diese Zeit schon mit Federn — und zwar mit Dunen — bedeckt, können sich selbständig bewegen und beginnen sehr bald auch, sich selbständig zu ernähren. Sie heißen, weil sie das Nest gleich nach dem Ausschlüpfen verlassen können, Nestflüchter. Hühner, Enten, Gänse, Schwäne, Flamingos, Möwen, Taucher, Pinguine, Schnepfen, Kiebitze, Austernfischer, Regenpfeifer und alle Straußenvögel gehören hierher. Fliegen können sie wegen des Fehlens der Schwungfedern natürlich noch nicht. Nur die Großfußhühner gehen noch einen Schritt weiter, indem sie schon mit Schwungfedern aus dem Ei kommen und deshalb die einfachsten Flugkünste bereits ausführen können. Die Mehrzahl der Vögel gehört zu den Nesthockern. Ihre Jungen sind noch völlig hilflos, wenn sie das Ei verlassen; meistens fehlen die Federn ganz; wenn sie vor-

Schützende Farben und Formen bei Heuschrecken.

1. Stabheuschrecke (Bacillus rossii), Südeuropa und Nordafrika. 2. Wandelndes Blatt (Phyllium bioculatum), Ostindien. 3. Braune Fangheuschrecke, auf Beute lauernd (Deroplatys desiccata). 4. Teufelsblume (Idolum diabolicum), von unten gesehen, Ostafrika.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

handen sind, so sind es stets Dunen. Danach unterscheidet man Dunennesthocker, wie Tauben, Reiher, Störche, Rohrdommeln, Sturmvögel, alle Raubvögel u. a., sowie nackte Nesthocker, wozu alle Singvögel, ferner die Spechte, Papageien, Kuckucke, Kolibris und viele andere gehören. Tauben und Reiher bilden einen Übergang zwischen beiden Gruppen, insofern sie anfangs nur sehr zarte, haarähnliche Dunen besitzen. Die jungen Nestflüchter werden meistens von der Mutter noch beisammen gehalten und durch das Beispiel zu ihren Lebensverrichtungen angelernt. Die instinktiven Anlagen dazu, z. B. zum Aufpicken von Körnern, sind bei ihnen jedoch schon stark entwickelt. Anders die Nesthocker, die oft sogar blind sind. Ihre Wärmebedürftigkeit und ihre Unfähigkeit, sich selbst zu ernähren, steht in ursächlichem Zusammenhange mit der hohen Ausbildung des Nestbaues — man denke nur an das warm ausgepolsterte Buchfinkennest — und mit dem starken Fütterungsinstinkt der elterlichen Tiere. Besonders im Halbdunkel von Höhlennestern lebende Jungvögel haben oft stark auffallende Farben in der Mundhöhle oder in der unmittelbaren Umgebung des Schnabels und erleichtern so den fütternden Eltern das Auffinden des aufgesperrten, Futter heischenden Schnabels. Bei gewissen australischen Finken, den Amandinen, ist das „Schnabelmal" sogar zu einem Leuchtfleck geworden, in dem durch eine bestimmte Zellanordnung wie beim sogenannten Leuchtmoos das wenige ins Nest fallende Licht gesammelt zurückgeworfen wird. Sehr bemerkenswert ist der Instinkt, der die Jungen veranlaßt, ihre Schwanzspitze über den Nestrand hinauszuschieben, um die Exkremente außerhalb der Nestmulde zu entleeren, oder der die Schwalbeneltern dazu treibt, den Jungen die Exkremente abzunehmen und sie fortzutragen. Verschmutzung des Nestes durch Exkremente ist nur bei wenigen Vögeln üblich, z. B. bei Holztauben, Eisvögeln und Wiedehopfen. Die Fütterung der Jungen erfordert bei den alten Vögeln ganz spezialisierte Instinkte, denn nicht immer stimmt die Nahrung, die den Jungen gereicht wird, mit der Nahrung der alten Vögel überein. Auch bereiten viele Vögel das Futter für die Jungen vor, indem sie es teilweise verdauen oder doch erweichen. In der Regel wird es dann aus dem Magen oder dem Kropf herausgewürgt. Die Tauben atzen die frisch ausgeschlüpften Jungen sogar mit einem rahmartig aussehenden Brei, der sogenannten Kropfmilch, die aus den stark gewucherten und zerfallenen Zellen der Kropfwandung hervorgeht. Später kommt die Fütterung mit im Kropfe erweichten Samen hinzu.

Was bei den Vögeln nur seltene Ausnahme bleibt, die Erzeugung einer Nährflüssigkeit für die Jungen — bei den Tauben —, ist in der Klasse der Säugetiere durch Ausbildung der Milchdrüsen zum charakteristischen Merkmal geworden und, da fast immer zum Säugen eingerichtete Zitzen vorhanden sind, so ist der Name „Säugetiere" außerordentlich bezeichnend. Nur die niedersten Säugetiere, die Schnabeligel und Schnabeltiere, verdienen, wie wir schon wissen, den Namen nicht recht, da hier die Zitzen noch fehlen. Die Zahl der Zitzen entspricht immer einigermaßen der Zahl der mit einem Wurf zur Welt kommenden Jungen. Die höchste Zitzenzahl besitzen die Nagetiere und Insektenfresser, und sie geht abwärts bis zur Zahl 1, nämlich beim Pferd.

Im Zustande der neugeborenen Säugetiere finden wir ähnliche Unterschiede wie bei den Vögeln. Am wenigsten ausgebildet sind sie, wie wir schon früher

erwähnten, bei den Beuteltieren. Man kann sie als Beutelsäuglinge bezeichnen. Ihnen reihen sich die Lagersäuglinge an, welche anfangs ganz an das Lager der Mutter, wo sie die Jungen zur Welt bringt, gebunden sind, da sie bei der Geburt vielfach noch haarlos und wärmebedürftig sind, oft auch noch geschlossene Augenlider haben. Schweine, Igel, Maulwürfe, Spitzmäuse, Kaninchen, Hamster, Biber, Ratten, Mäuse sowie die Robben und sämtliche Raubtiere haben Lagersäuglinge. Bei Affen, Halbaffen und Fledermäusen übertreffen die Jungen sowohl durch ihre körperliche Entwicklung wie auch durch ihre Instinkte die Lagersäuglinge erheblich. Sie seien als Brustsäuglinge zusammengefaßt. Das Muttertier nimmt sehr bald nach der Geburt der Jungen ein bewegliches Leben auf — im Gegensatz zu den noch lange Zeit im Lager verweilenden Tieren der letzten Gruppe —, und dem entsprechen die Anklammerungsinstinkte, durch welche die Jungen ausgezeichnet sind. Die jungen Affen halten sich durch einen Umklammerungsreflex ihrer Finger am Fell der Mutter fest, ähnlich die Halbaffen, bei denen auch der Schwanz mit benutzt werden kann, und die Fledermäuse kommen sogar mit einem Milchgebiß zur Welt, dessen Vorderzähne hakenförmig sind und sich in der Haarbedeckung des mütterlichen Körpers festhaken.

Schließlich gibt es aber auch zahlreiche Säugetiere, welche Junge mit vollständig entwickeltem Körper und von hochgradiger Beweglichkeit zur Welt bringen, sogenannte Laufsäuglinge. Vor allem sind es die Huftiere und unter ihnen wieder die Wiederkäuer. Im Wildzustande wandern viele Arten herdenweise umher, teils der Nahrungsuche wegen, teils, um sich Feinden zu entziehen. Eine Unterbrechung solcher Wanderungen zur Zeit des Gebärens wäre unzweckmäßig, und so haben sowohl die Mütter wie auch die Jungen die Fähigkeit, sich sofort nach der Geburt in Bewegung zu setzen und der Herde zu folgen. Auch junge Pferde, Esel, Zebras, Kamele, Elefanten und Tapire sind imstande, sofort der Mutter zu folgen; Antilopen, Gemsen und Gazellen etwa eine Viertelstunde nach der Geburt. Die Hirschmutter bleibt dagegen der schwächlichen Jungen wegen 2—3 Tage mit den Jungen im Dickicht verborgen. Als Nagetiere mit Laufsäuglingen seien die Meerschweinchen, Stachelschweine und Hasen genannt. Auffallend ist der Unterschied zwischen den neugeborenen Jungen so nahe verwandter Tiere wie Hase und Kaninchen. Während die nackten, blinden Jungen des Kaninchens wochenlang im Bau die Pflege der Mutter brauchen, kommen die Hasen behaart und sehend zur Welt und hoppeln schon wenige Tage nach der Geburt umher. Übrigens ist auch die Tragzeit des Hasen etwas länger als die des Kaninchens, bei dem sie 30 Tage beträgt. Ganz allgemein zeigt sich, daß die Tragzeit außer von der Körpergröße auch von dem Ausbildungsgrade der neugeborenen Jungen abhängig ist.

Die langdauernden nachgeburtlichen Beziehungen der Vögel und Säugetiere zu ihren Jungen ermöglichen auch noch Erscheinungen, die man als Erziehung der Jungen bezeichnen kann. Ohne Zweifel gibt es bei Tieren, insbesondere bei gesellig lebenden, wie Lloyd Morgan in seinem prächtigen Buche „Instinkt und Gewohnheit" ausführt, eine Übermittlung von Gewohnheiten durch Tradition. Bei gesellig lebenden Tieren wird das junge Tier in eine Gesellschaft hineingeboren, die gewisse Handlungen in bestimmter Weise ausführt. Durch den ihm erblich überlieferten Nachahmungstrieb gewöhnt es sich dieselbe Art und Weise an, die so ver-

mittels der Tradition von Geschlecht zu Geschlecht weitergegeben wird, ein Vorgang, der scharf von einer Weitergabe durch Vererbung zu unterscheiden ist. Aber auch bei Tieren, die nicht eigentlich gesellig leben, spielt das Vorbild der alten Tiere, hier insbesondere der Eltern, eine wichtige Rolle, und es kommt häufig zu Handlungen der letzteren, welche wegen der offenkundigen Absicht, die Nachahmung seitens des Jungen hervorzurufen, oder wegen des von den Eltern angewandten Zwanges, als Erziehungstätigkeit bezeichnet werden muß. Denn was ist es anderes als ein Erziehungszwangsmittel, wenn eine zur häuslichen Reinlichkeit erzogene Katzenmutter ihre Jungen von Zeit zu Zeit ins Freie trägt oder, wenn sie älter sind, ins Freie lockt, um sie an die Darmentleerung außerhalb des Hauses zu gewöhnen. Aber selbst Fähigkeiten, deren Grundlage unbedingt instinktiv ist, bedürfen vielfach zu ihrer Ausbildung der Beihilfe der Eltern. Der erste Flug eines Vogels, dessen Nest sich hoch über dem Erdboden befindet, ist für ihn ein gefahrvolles Unternehmen, das erst nach vielfacher Ermunterung durch die alten Vögel und nachdem diese die nötigen Bewegungen unablässig vorgemacht haben, gewagt wird. Auch Lockmittel oder Zwangsmittel finden dabei Verwendung, genau wie in der menschlichen Erziehung. So locken Singvögel gelegentlich die Jungen durch vorgehaltenes Futter aus dem Nest, und Störche stoßen sie mit Gewalt über den Nestrand. Ähnliches zeigt sich bei Wassertieren, die auf dem Lande geboren werden. Junge Schwäne gehen nicht so gutwillig wie die Entenküken in das Wasser, sondern müssen von der Mutter ins Wasser gezwungen werden. Sie versuchen oft wieder, ans Ufer zu kommen oder der Mutter auf den Rücken zu klettern. Auch Eisbären und Robben werden von der Mutter ins Wasser getragen, um unter ihrer Leitung schwimmen zu lernen. Ebenso geben die großen Raubtiere ihren Jungen Gelegenheit zur Erlernung des Raubtierhandwerks durch Vorbild und Übung. Ein wichtiges Erziehungsmittel dabei ist auch die Ausnutzung des Spieltriebes der Jungen. Groos hat in seinem lesenswerten Buche über „Die Spiele der Tiere" gezeigt, daß die Spiele für das künftige Leben der Tiere wichtige Vorübungen sind, so auch das Spielen junger Katzen mit beweglichen Gegenständen. Daß Katzenmütter diese Geschicklichkeitsübungen ihrer Jungen schon frühzeitig durch das Herbeibringen einer gefangenen Maus begünstigen, ist eine bekannte Erscheinung, die wohl als eine Art von Erziehung gedeutet werden darf.

Brutparasitismus. An die Besprechung der Brutpflege bei Vögeln sei hier die merkwürdige Erscheinung des Brutparasitismus angeschlossen, für die unser Kuckuck, der seine Eier bekanntlich in fremde Nester legt, das Musterbeispiel abgeben mag. Seine Verwandten aus der Familie der Kuckucke sind durchaus nicht alle Brutparasiten. Manche bauen eigene Nester, wenn auch meist ohne große Sorgfalt. Andere haben schwankende Gewohnheiten, indem sie in gewissen Gegenden Nester bauen, anderswo aber Nestparasiten sind. Eine Kuckucksart der Mittelmeerländer legt je 2—4 Eier in die Nester von Rabenvögeln. Die jungen Kuckucke leben mit den jungen Rabenvögeln in völligem Frieden. So leitet eine interessante Stufenreihe zu unserem Kuckuck über, der in seinem Brutparasitismus dadurch den Gipfel erklommen hat, daß er nur noch ein einziges Ei in jedes Singvogelnest legt (Rotkehlchen, Finken, Bachstelzen, Drosseln, Würger u. a.) und daß der junge Kuckuck die Singvogeljungen aus dem Neste wirft, so daß diese zugrunde gehen. Instinkt-

irrungen hat man beim Kuckuck gelegentlich insofern beobachtet, als er sein Ei in das Nest einer Eiderente oder eines Haubentauchers gelegt hat, wo der junge Kuckuck in Ermangelung des richtigen Futters zugrunde gehen muß. Er legt das Ei wohl auch manchmal in ein zu kleines Nest, oder in ein Nest das schon von einem anderen Kuckuck mit dem Danaergeschenk bedacht worden ist. Nicht weniger als 84 Vogelarten hat man nachgewiesen, in deren Nestern man Eier unseres Kuckucks fand. Obwohl das Kuckuckusei größer ist als die Eier der Singvögel, bei denen es zu Gaste weilt, schlüpft der junge Kuckuck ungefähr zur gleichen Zeit aus wie die rechtmäßigen Nestbewohner. Und bereits etwa eine Stunde später hat man seine Versuche beobachtet, die Mitbewohner des Nestes über den Nestrand hinauszuwerfen, ein ausgeprägter Instinkt, der um so erstaunlicher ist, weil das Kuckucksjunge doch auch nur ein nackter Nesthocker und um diese Zeit noch blind ist. Wenn es ihm gelungen ist, Alleinbewohner des Nestes zu sein, hat er den großen Vorteil erlangt, daß er die für eine Reihe von Jungen bestimmten Pflegekräfte seiner unfreiwilligen Gastgeber jetzt ganz für sich in Anspruch nehmen kann. Merkwürdig ist nur, daß die Pflegeeltern den Wechselbalg nicht als Fremdling rechtzeitig aus dem Neste entfernen. Offenbar ist der Brutpflegeinstinkt so stark, daß es dem Vogel nicht gelingt, Unterschiede in der Behandlung zu machen, die ja durch das abweichende Aussehen des Gastes hervorgerufen werden könnten. Angesichts dieser Art von Instinktirrung versteht man so recht das Wort vom „blinden" Instinkte.

Fragt man nach der Entstehung der Erscheinung des Brutparasitismus, so ist zu beachten, daß alle bis jetzt entdeckten Brutparasiten — es gibt außer den Kuckucken noch andere — polyandrische Vögel sind, d. h. Vogelarten, bei denen die Zahl der Männchen die der Weibchen weit übersteigt. Die höchste Entwicklung haben die Brutpflegeinstinkte bei den monogamen Vögeln, also bei den in der Einehe lebenden, erreicht, insofern z. B. hier das Männchen sehr oft an der Pflege beteiligt ist. Bei den polygamen Vögeln ist das fast nie der Fall, überhaupt erscheint die Sorgfalt der Brutpflege vielfach herabgesetzt. Mit Doflein (Tierbau und Tierleben II, S. 679) kann man deshalb wohl den Satz aufstellen: „Jede Lockerung der Ehesitten führt auch zu einer Dekadenz in der Pflege der Nachkommenschaft." Zwei Tatsachen sind noch zu erwähnen, welche bei unserem Kuckuck trotz des Verlustes der wichtigen Brutpflegegewohnheiten das Aussterben der Art wohl haben verhindern helfen. Das ist einmal die große Zahl von Eiern, die das Kuckucksweibchen hervorbringt. Dazu kommt dann noch eine auffällige Variabilität der Eierfärbung und -zeichnung, die es dem Weibchen ermöglicht, zahlreiche Singvogelarten als Pflegeeltern zu benutzen.

Hier sei nun im Anschluß an die Brutparasiten unter den Vögeln noch kurz des Brutparasitismus der Insekten gestreift. Die Opfer der Brutparasiten sind hier vor allem solche Arten, die besonders gut für die Ernährung der Larven sorgen. So legen gewisse parasitische Gallwespen ihre Eier in die sich entwickelnden Gallen anderer Arten. Gewisse Grabwespen legen ihre Eier in die zum Larvenfutter bestimmten eingesammelten Beutetiere anderer Arten, fressen auch wohl vorher die Eier der anderen Art auf. Schmarotzerbienen und -hummeln bringen ihre Eier an den Nahrungsvorräten unter, welche andere einzellebende Bienenarten für ihre eigenen Larven aufspeichern, und die Larven der ersteren fressen dann wohl

gar die der letzteren auf. Dergleichen Beispiele lassen sich noch in großer Zahl anführen. Wir wollen uns damit begnügen, noch kurz die Lebensweise eines brutparasitischen Käfers zu schildern, der bei uns nicht selten ist. Es ist der Maiwurm oder Ölkäfer (Meloë, Abb. 309), der in mehreren ungeflügelten Arten bei uns vorkommt und leicht an seinen stark verkürzten Flügeldecken und dem dicken — blauen, schwarzen oder metallgrünlichen — Hinterleib zu erkennen ist. Wie alle Brutschmarotzer erzeugt dieser Käfer sehr viele Eier, man hat bei einer einzigen Ablage über 4000 Stück gezählt. Diese werden im Mai in den Erdboden abgelegt, und zwar an Stellen, wo von Pelzbienen (Anthophora) besuchte Pflanzen wachsen. Die im Juni auskriechenden Larven, mit Beinen versehene, schlanke Geschöpfe, kriechen an den Pflanzen hinauf und warten in den Blüten, besonders von Kompositen, auf Bienen. Ihr Instinkt ist ganz allgemein darauf gerichtet, sich an behaarten Insekten anzuklammern, und, da es häufig vorkommt, daß sie sich von einer Fliege oder einem Schmetterling davontragen lassen, so kommen zahlreiche Larven um, da sie ihr Ziel, die Brutzelle einer Biene, nicht erreichen. Hat die Larve jedoch eine Biene erwischt, so ist sie geborgen. Sie frißt dann zuerst das in der betreffenden Zelle befindliche Bienenei auf und darauf den Honig.

Abb. 309. Ein Maiwurm (Meloë). An den Blüten seine auf Bienen wartenden Larven. Rechts eine Larve stärker vergrößert.

B. Ernährungsbeziehungen zwischen den Organismen.

Da allein die Pflanze imstande ist, ihren Körper aus den Stoffen der nichtlebenden Natur aufzubauen, bildet in bezug auf die Ernährung das Pflanzenleben die Grundlage für das Dasein der Tiere, sei es, daß die Pflanze dem Tiere unmittelbar das Material für seinen Körperhaushalt liefern muß, oder daß dieses — bei den Raubtieren — erst mittelbar geschieht.

a) Ernährungsbeziehungen bei Wasserorganismen.

Das Leben ist ohne Zweifel dem Wasser, und zwar dem Meere, entsprungen, und deshalb werden wir das ursprünglichste Bild der Nahrungsbeziehungen erhalten, wenn wir zunächst das Leben der Wasserorganismen betrachten. Ist uns auch

die Kenntnis der ersten Lebewesen verschlossen, so finden wir doch auch heute noch im Meere tiefstehende Lebewesen in einer solchen Fülle und von einer solchen Bedeutung ihrer Masse nach, daß das feste Land mit seinen niederen Bodenorganismen dagegen unendlich weit zurücksteht. Umgekehrt ist dann freilich das Land dadurch von besonderer Bedeutung geworden, daß es die Entwicklung der höchsten Formen, der Blütenpflanzen und der höheren Wirbeltiere, ermöglichte.

Die Herkunft der Nahrung für die gewaltigen Mengen der größeren und größten Tiere des Meeres, insbesondere der Fische und der Meeressäugetiere, ist lange Zeit rätselhaft geblieben, da die dem Auge auffallenden Pflanzen des Meeres, die Tange oder Algen, in keiner der Tierwelt entsprechenden Menge auftreten und sich außerdem als größtenteils festsitzende Organismen auf gewisse küstennahe Zonen beschränken. Solche Feststellungen haben Anlaß dazu gegeben, der im Wasser passiv schwebenden oder doch nur mit geringer Eigenbewegung begabten Kleinlebewelt besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden und zu prüfen, ob sich nicht hier die Urnahrungsquelle entdecken ließ. Es war zuerst der Kieler Physiologe Victor Hensen, der in den achtziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts mit feinsten Netzen aus Müllergaze systematische Untersuchungen über den Nahrungsreichtum der Meere anstellte, und der auch den vielbenutzten Ausdruck „Plankton" für jene schwebende Kleinlebewelt nebst den ebenfalls schwebenden Zerfallsprodukten abgestorbener Lebewesen schuf. Indem er das von Johannes Müller schon seit 1845 verwendete, feinmaschige Gazenetz zum „Planktonnetz" mit seinen besonderen Nebeneinrichtungen weiter entwickelte, lieferte er der mächtig aufblühenden Planktonforschung und ihren quantitativen Methoden eines der wichtigsten Werkzeuge. Nun erkannte man mit Staunen, welche ungeheuren Nahrungsvorräte jene zum großen Teile mikroskopisch kleinen Planktonorganismen für die größeren Schwimmtiere des Meeres, das sogenannte „Nekton", darstellen. Unter den mit dem Planktonnetz erbeuteten pflanzlichen Lebewesen — erkennbar an ihrer Fähigkeit der Kohlendioxydassimilation — spielen die bedeutendste Rolle die Kieselalgen oder Diatomeen (Abb. 285), heute von der Wissenschaft auch als Bazillariazeen bezeichnet. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß in ihre Zellulosewandung ein feines Skelett aus Kieselsäure eingelagert ist, welches das Material zu charakteristischen Ablagerungen am Grunde von Süßgewässern, den bekannten Kieselgurlagern, geliefert hat. In großer Formenmannigfaltigkeit erfüllen diese Organismen weite Meeresräume und bilden einen wesentlichen Teil der Nahrung für einzellige Tiere (Protozoen), sowie für die Massen der Spaltfußkrebse (Kopepoden, Abb. 285), Wasserflöhe (Kladozeren), Flossenfüßler (Pteropoden) usw., die ihrerseits dann die willkommene Beute für ungezählte Scharen von Fischen, sowie für die Riesen unserer heutigen Meere, die Wale, darstellen. Nächst den Kieselalgen tritt im Pflanzenplankton des Meeres in großen Mengen eine Gruppe von pflanzenähnlichen Geißelträgern auf, die Peridineen (Abb. 285), die meistens mit einer aus polygonalen Platten bestehenden Zellulosewand versehen sind. Sie besitzen, wie die Diatomeen, gelbbraune Assimilationsorgane (Chromatophoren) und stimmen physiologisch auch darin mit den Diatomeen überein, daß ihr Assimilationsprodukt ganz oder im wesentlichen aus Ölen besteht, die sich in Tröpfchenform im Protoplasma anhäufen. Der Fettreichtum der Spaltfußkrebse, der sich unter dem Mikro-

skope in Gestalt verhältnismäßig großer Öltropfen bemerkbar macht, und der Fettgehalt der von ihnen sich ernährenden Fische, z. B. der Heringe, ist also mittelbar auf das Assimilationsfett jener Urnahrungspflänzchen zurückzuführen. Daß daneben auch noch einzellige Blau- und Grünalgen eine Rolle als Urnahrung spielen, sei nur kurz erwähnt.

Das aus feinster Müllergaze hergestellte Planktonnetz war ein bedeutender technischer Fortschritt, der für die Kenntnis der Planktonorganismen ausschlaggebend geworden ist. Aber in der Folge zeigte sich doch, daß es noch eine große Zahl von Mikroorganismen gibt, welche die Maschen dieses Netzes zu passieren vermögen, und daß unter diesen auch solche sind, die wegen ihrer pflanzlichen Ernährungsweise mit Hilfe von Assimilationsorganen (Chromatophoren) einen bedeutenden Anteil an der Bildung der Urnahrung haben. Lohmann hat diese kleinsten Planktonwesen als Nannoplankton (= Zwergplankton) zusammengefaßt. Hier sei nur die Geißelträgergruppe der Kokkolithophoriden (Abb. 285i) erwähnt, die man übrigens wegen ihres aus Kalkplättchen gebildeten Panzers auch „Kalkflagellaten" nennen könnte. Man kann sie, wie alle anderen Zwergplanktonarten, durch Zentrifugieren des Meerwassers erlangen. Ihre abgesunkenen Skelette oder vielmehr deren Teile, die Kalkplättchen, finden sich in großer Menge in den Bodenablagerungen, besonders der wärmeren Meere. Auch die Schreibkreideablagerungen bestehen zu einem erheblichen Teile daraus.

Die Auffassung, daß alles Leben im Meere sich auf jenen Urnahrungsorganismen aufbaut, von denen wir die Diatomeen, Peridineen und Kokkolithophoriden als besonders wichtig hervorgehoben haben, ist vor etwa 17 Jahren zum ersten Male durch Pütter bestritten worden. Pütter ist der Ansicht, und hat neuerdings weitere Gründe dafür beizubringen versucht, daß der Reichtum des Meeres an Urnahrung nicht ausreicht, um die Fülle derjenigen Organismen zu erklären, die selbst keine organische Nahrung aufbauen können. Nach ihm haben sehr viele Tiere die Fähigkeit, im Wasser gelöste organische Stoffe durch die Haut aufzunehmen und zu verarbeiten. Vor allem glaubt er das an den Spaltfußkrebsen (Kopepoden) nachgewiesen zu haben. Da aber diese Tiere nachweislich Diatomeen und andere Planktonorganismen fressen, so nimmt Pütter an, daß die Kopepoden jene Nährorganismen deshalb nicht ganz entbehren können, weil sie aus ihnen die lebenswichtigen Ergänzungsstoffe, die Vitamine, beziehen. Quantitativ decken nach Pütters Ansicht die Planktonalgen nur 2—3% des Energieumsatzes der Kopepoden. Diese Pütterschе Lehre bedeutet, wenn sie sich bestätigt, eine starke Umbildung unserer Vorstellungen von der Nahrungsaufnahme der Wassertiere. Aber den Hauptsatz der Lehre vom Stoffhaushalt des Meeres, daß nämlich die zur Assimilation des Kohlendioxyds befähigten Organismen die Grundlage des Lebens bilden, wird dadurch nicht erschüttert. Denn letzten Endes müssen jene organischen Substanzen, welche das Wasser nach Pütters Auffassung zu einer organischen Nährlösung machen, Abbauprodukte aus dem Stoffhaushalte anderer Organismen oder Zerfallsprodukte von Tier- und Pflanzenleichen sein. Die Grundlage des Lebens bleibt also die gleiche. Nur die Auffassung von der Art ihrer Ausnutzung ändert sich.

Daß die Abbauprodukte vielfache Verwendung als Nahrungsmittel finden, ist übrigens eine schon längst erkannte Tatsache. Man beschränkte die Gültigkeit

Abb. 310. Clione limacina nebst Larve, eine als „Walfischaas" bekannte Flügelschnecke.

dieses Satzes jedoch bisher im allgemeinen auf die festen, im Wasser schwebenden Teilchen und nahm nur von den Bakterien und gewissen Protozoen, besonders den Geißelträgern, an, daß sie gelöste organische Nahrung aufnehmen. Zahlreiche Tiere, unter ihnen in erster Linie auch festsitzende Formen, wie die Pflanzentiere, finden in den festen Abfallstoffen, dem „Detritus", ihre wichtigste Nahrungsquelle. Auch von der Tierwelt der Tiefsee muß man, da in der lichtlosen Tiefe keine Nahrungsproduzenten gedeihen können, annehmen, daß der absinkende organische Detritus ihnen das Dasein ermöglicht, falls nicht etwa auch die Kleinlebewelt dieser Tiefen die organische Nährlösung des Meeres auszunutzen vermag.

Für den Abbau sowohl des Detritus als auch der gelösten organischen Verbindungen zu einfachen anorganischen Stoffen sind schließlich die Bakterien des Meeres von ganz ähnlicher Bedeutung wie für die entsprechenden Vorgänge im Erdboden, die wir bereits in einem früheren Abschnitte behandelten. Dadurch, daß die Endprodukte dieses Abbaues, wie Kohlendioxyd und salpetersaure Salze, wieder in den Stoffwechsel der Pflanzen, insbesondere der Planktonpflänzchen, eintreten, wird ein Stoffkreislauf geschaffen, der geeignet ist, trotz der begrenzten Menge von Nährstoffen ein dauerndes, also zeitlich unbegrenztes Leben zu erhalten.

Daß im Süßwasser ähnliche Verhältnisse herrschen wie im Meere, bedarf kaum noch eines besonderen Nachweises. Auch hier hat das Pflanzenplankton eine überragende Bedeutung als Urnahrung, und von ihm hängt deshalb auch in erster Linie die Produktivität eines Gewässers an tierischem Plankton sowie an höheren Tieren, vor allem an Fischen, ab. Wegen ihrer im Verhältnis zur Wassermenge verhältnismäßig starken Entwicklung spielen aber auch die im Boden wurzelnden und die schwimmenden Wasserpflanzen, die größtenteils den Blütenpflanzen angehören, eine größere Rolle als die ihnen vergleichbaren Tange des Meeres. Das gilt besonders für stehende oder langsam fließende Gewässer, die in ihrem Pflanzenwuchse zahlreichen Insektenlarven sowie den Schnecken reichliche Nahrung darbieten. Auch von manchen Fischen, z. B. dem Karpfen, wird sie als Zukost zur tierischen Nahrung nicht verschmäht.

Während vielfach die Einrichtungen zum Ergreifen und zur etwaigen Zerkleinerung der Nahrung, wie die Zähne der Wirbeltiere, die Mundgliedmaßen der Gliederfüßer, die Kiefer und Reibplatten der Weichtiere usw. sich in entsprechenden Formen bewegen wie bei den Landtieren, hat bei den Planktonfressern das oft vorhandene Mißverhältnis zwischen ihrer Körpergröße und der Größe ihrer Nährorganismen zu besonderen Massenfangeinrichtungen geführt. Hier ist vor allem der mächtige Bartenapparat der Bartenwale zu nennen (Abb. 99), der aus mehreren hundert, in zwei Reihen vom Oberkiefer herabhängenden Horn-

platten besteht. Da diese an ihrer Innenkante fein zerschlitzt sind, werden ganze Scharen kleinerer, mit dem Wasser in die Mundhöhle gelangter Tiere, so z. B. die als „Walfischaas" (Clione limacina) bekannten Schwimmschnecken (Abb. 310), zurückgehalten, sobald das Wasser aus dem sich schließenden Maule zwischen den Barten hindurch abfließt. Von besonderem Interesse aber sind die zu den Manteltieren (Tunikaten) gehörigen Appendikularien die sich unter Benutzung eines überaus fein gebauten Fangapparates ganz vom Zwergplankton ernähren. Die Appendikularien sind kleine, durchsichtige Schwimmtiere, die in unendlichen Mengen das Meer erfüllen. Ihre Hautzellen scheiden ein Gehäuse aus gallertartig aufquellender Substanz ab. An der Oberseite seines Vorderendes befinden sich zwei Gitterfenster, deren Poren nur die allerkleinsten Planktonorganismen durchlassen. Mittels der Schwanzbewegungen des Tieres wird durch dieses Sieb Wasser eingesogen, zum Teil als „Bewegungswasser" wieder ausgestoßen, zum großen Teile aber als Nahrungswasser in einen zum Gehäuse gehörigen, reusenartigen Fangapparat geführt und hier seiner ganzen Nahrung beraubt. Das im Gehäuse sitzende Tier saugt dann die gefangene Nahrung in seinen Mund hinein. Da das Gehäuse schon in wenigen Stunden durch Planktonteilchen stark verschmutzt wird, so kriecht das Tier von Zeit zu Zeit aus seinem Fangapparat heraus, schwimmt frei umher und bildet ein neues Gehäuse. Lohmann, der diese Einrichtungen genau studierte, hat sich der Appendikulariengehäuse als Planktonfilter und -fallen bei der Erforschung des Zwergplanktons bedient und unter anderem auf diesem Wege auch das massenhafte Auftreten der Kokkolithophoriden im Meere nachgewiesen. — Anhangsweise sei hier auch noch der feine Kiemenreusenapparat der von Krebsplankton sich nährenden Fische, also der Heringe, erwähnt (Abb. 311). Dient er auch nicht gerade dem Massenfang, so ist er doch geeignet, mittels seiner feinen und dichtstehenden Borsten die winzigen Nahrungstierchen zurückzuhalten, während das Wasser durch die Kiemenspalten abfließt.

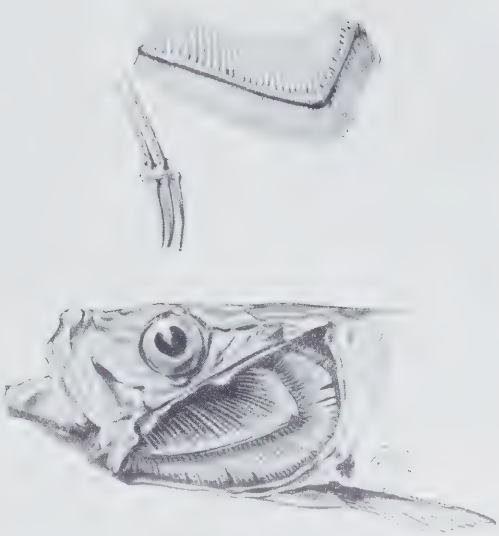


Abb. 311. Kopf des Herings nach Entfernung des Kiemendeckels, die aus feinen Stäbchen bestehende Kiemenreuse zeigend. Oben dasselbe isoliert.

Außer den soeben geschilderten Seihvorrichtungen dienen noch vielerlei andere Verfahren dem Planktonfange. Mit Angelvorrichtungen sind z. B. bei den Scheiben-, Rippen- und Röhrenquallen die Fangarme und Senkfäden mit ihren Nessel- und Klebzellen zu vergleichen. Festsitzende oder kriechende Tiere, wie die Schwämme, Röhrenwürmer und Muscheln, haben Vorrichtungen zur Erzeugung von Wasserströmen und -strudeln, welche die Nahrungsteilchen zur Mund-

öffnung hinführen. Manche Korallenpolypen, wie z. B. die Seenelken, die echte Planktonfresser sind, vereinigen das Strudelverfahren mit der Angelmethode. Wenn wir uns nicht auf die Anpassungen an den Planktonfang beschränken, sondern die Gesamtheit der durch den Nahrungstrieb hervorgerufenen Veränderungen der Tiergestalten ins Auge fassen, so ist vor allem die ganze, dem Wasserleben angepaßte Organisation der Wassersäugetiere, Wasservögel und Wasserreptilien (Krokodile, Seeschlangen) zu nennen. Denn nichts anderes als der Nahrungsreichtum des Wassers, insbesondere des Meeres, war es, was Vertreter dieser ausgeprägten Landtiergruppen wieder ins Wasser lockte und sie nach und nach zum Erwerb aller jener hochgradigen Anpassungen führte, die bei den Walen so auf die Spitze getrieben sind, daß der Laie sie als Fische (Wal-„Fische") zu bezeichnen pflegt.

b) Die Ernährung der Landtiere.

Auch auf dem festen Lande ist, wie nicht weiter begründet zu werden braucht, allein die Pflanze der Nahrungsproduzent, alle Tiere aber sind Konsumenten und — wenn auch oft nur mittelbar — Pflanzenfresser. Unter den Säugetieren sind als echte Pflanzenfresser besonders die Huftiere und Nagetiere zu nennen. Ihnen reihen sich von den Beuteltieren die Känguruhs, von den Flattertieren die fliegenden Hunde, ferner die Affen und selbst einige Raubtiere, die Bären und Dachse, an. Auch von den Vögeln ist bekannt, daß viele wesentlich auf Pflanzennahrung eingestellt sind. Bei den Schnecken und Insekten gar erreicht die Zerstörung von Pflanzenteilen zum Zwecke der Ernährung infolge der oft riesenhaften Individuenzahlen dieser Tiere eine solche Höhe, daß gewaltige Verwüstungen die Folge sein können. Man braucht nur an die Bedrohung des Ackerbaues durch die Wanderheuschrecken, der Forsten durch die Nonnenraupen und des Weinbaues durch die Reblaus zu denken, um sich eine Vorstellung von der Größe dieser Naturgewalten zu bilden. Hunderte von Pflanzenschädlingen müßten aufgezählt werden, um ein Bild von der Mannigfaltigkeit dieser Beziehungen zu geben.

Wie dabei weitgehende Anpassungen dieser Tiere an die Ernährungsweise sich ergeben, kann ebenfalls nur durch einige Beispiele angedeutet werden. Da ist bei den Säugetieren der Wiederkäuermagen hervorzuheben, bei den körnerfressenden Vögeln der Kaumagen, bei den Wiederkäuern, Rüsseltieren und Nagetieren die zum Zerreiben der Pflanzennahrung geeigneten, schmelzfaltigen Backenzähne. Und nun gar die Insekten! Welche Fülle von Gestaltungen haben sie entwickelt, um die Nahrung zu zerkleinern, um frei zugängliche Säfte (Blütennektar) aufzusaugen oder verborgene Nahrungssäfte zu erbohren! Wie mannigfaltig sind sodann die Instinkte, durch welche manche Arten auf ganz bestimmte Pflanzengruppen oder gar einzelne Arten beschränkt sind, oder durch welche sie zu den verschiedenen Methoden des Nahrungserwerbs genötigt werden! Und wie wir sahen, daß Landtiere durch den Nahrungstrieb ins Wasser gelockt und weitgehenden Anpassungen unterworfen wurden, so ist auch die Ausbildung des Kletterns und Fliegens und der dazu nötigen Organe begünstigt worden durch den Zwang, auch in den Kronen der Bäume oder im Fluge von Blüte zu Blüte nach Nahrung zu suchen. Sogar an die Pflanzenkultur des Menschen erinnernde

Gewohnheiten haben sich ausbilden können. Bereiten doch die brasilianischen Blattschneiderameisen durch Zerkauen von Blättern einen Nährboden, auf dem sie in ihren unterirdischen Nestern einen Pilz kultivieren, der ihnen als Nahrung dient (Abb. 312). Auch bei gewissen Termiten und Borkenkäfern hat man eine derartige Pilzzucht beobachtet.

Abb. 312. Blattschneiderameisen (Atta) bei der Arbeit.

Doch, wie die Pflanze das Opfer des Pflanzenfressers wird, so erliegt der Pflanzenfresser dem erbarmungslosen Räuber, und selbst dieser endet sein Dasein oft noch wieder unter den Angriffen eines Stärkeren, der ihn entweder an körperlicher Kraft und Schnelligkeit oder an nutzbringenden Fähigkeiten und Instinkten übertrifft. Außer der Muskelkraft ist es häufig die Sinnesschärfe, wodurch das Raubtier — der Begriff sei im weitesten Sinne genommen — seine Beute übertrifft. Das zeigt uns besonders auffällig der Raubvogel, der, hoch in den Lüften schwebend, sein Opfer tief unten erspäht. Dann sind es die Angriffswaffen, wie Gebiß und Krallen, durch welche die Muskelkraft erst recht nutzbar gemacht wird, oder es kommen gar — wie bei Schlangen, Skorpionen, Spinnen und Grabwespen — Gift und Dolch hinzu, um die Beute wehrlos zu machen. Auflauern und lautloses Anschleichen sind wichtige Methoden, durch welche die rechte Gelegenheit für die Anwendung der angeborenen Fähigkeiten geschaffen wird. Da kauert, hoch über dem Wildpfad, der Luchs; lautlosen Schrittes beschleichen Katzen und Füchse ihre Beute; im Grase lauert die Gottesanbeterin mit erhobenen Fangbeinen. Wunderbare Fangapparate schaffen sich die Spinnen in ihren mannigfaltigen Netzen, die wie Leimruten mit Klebtröpfchen übersät sind. Der Ameisenlöwe gräbt sich gar im losen Sande regelrechte Fallgruben, an deren Grunde er auf herabgleitende Ameisen und sonstige Kleintiere lauert, um sie auszusaugen.

c) Schutz- und Trutzmittel der Pflanzen und Tiere.

Verfolgung eines Organismus durch einen anderen mit dem Ziele der völligen Vernichtung führt den Verfolgten mit Notwendigkeit zu Gegenmaßnahmen, die entweder darin bestehen, daß er der Gewalt und den Angriffswaffen seines Verfolgers seinerseits Gewalt und Trutzwaffen entgegenstellt, oder daß er sich den Nachstellungen entzieht, in dem er die Flucht ergreift oder sich verbirgt. Teils sind

Abb. 313. Der Traganthstrauch (Astragalus), eine Pflanze der vorderasiatischen Steinwüsten.

es besondere körperliche Eigenschaften, die sich hierfür entwickelt haben, teils Instinkte.

Die Pflanze. Schon die Pflanze weist oft Merkmale und Einrichtungen auf, die sich in diesem Sinne deuten lassen. Hier sind an erster Stelle die Dornen, Stacheln und Brennhaare zu nennen, die ohne Zwang als Schutzwaffen betrachtet werden können, obwohl auch hier schon sich zeigt, daß kein derartiges Schutzmittel einen unbedingten Wert hat. Denn stets wird sich schließlich doch ein Verfolger einstellen, den die Lebensnot dazu treibt, auch die größten Widerstände zu überwinden. Wagen doch z. B. die Huftiere der Hochebene von Mexiko es unter dem Drucke von Hitze und Durst, den mit gefährlichem Stachelwald bedeckten Kaktus mit ihren Hufen zu zerschlagen, um sich des wasserspeichernden Gewebes zu bemächtigen. Und, um ein anderes Beispiel zu erwähnen, unseren Brennesseln sind die Brennhaare keineswegs ein sicherer Schutz, denn ausgerechnet Brennesselblätter haben sich die Raupen mehrerer Dornraupenfalter, so z. B. die des Trauermantels, als Nahrung erwählt. Zuweilen werden verdorrte Teile früherer Vegetationsperioden zu Schutzvorrichtungen für die sich neubildenden Blätter. Das ist der Fall bei den Arten

der Gattung Astragalus, die im Orient beheimatet sind, und für die der Traganthstrauch (A. tragantha) als Beispiel diene. Bei ihm bleiben die Spindeln der gefiederten Blätter nach dem Abfallen der Blättchen stehen, und mit ihrer dornig verhärteten Spitze gewähren sie den jugendlichen Blättern einen trefflichen Schutz (Abb. 313).

Bemerkenswert ist, daß dorniger Wuchs besonders bei Wüstenpflanzen weit verbreitet ist, und es liegt nahe, diese Erscheinung ursächlich mit der Gefahr des Tierfraßes zu verknüpfen. Zweifellos steht aber der Dornwuchs der Wüstenpflanzen in starker unmittelbarer Abhängigkeit von den klimatischen Bedingungen. Dafür bietet das in Abb. 314 dargestellte Beispiel einen guten Beleg, der uns zeigt, wie eine in ihrer Heimat (Kleinasien) stark verdornte Pflanze (Poterium spinosum) sich als Gewächshauspflanze ganz abweichend entwickelt und verwandten Arten feuchterer Klimate ähnlich wird. Diese Feststellung hindert jedoch nicht, in dem Dornwuchs eine angesichts der tierischen Feinde durchaus vorteilhafte Ausbildungsweise zu sehen.

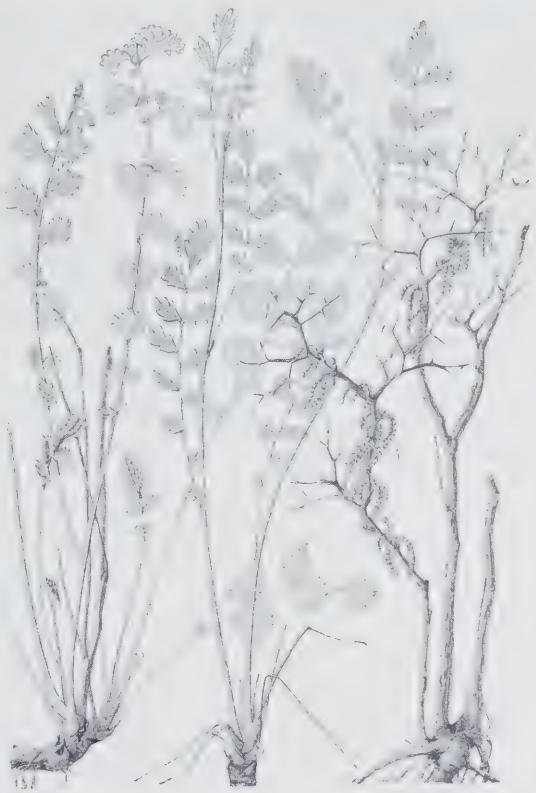


Abb. 314. Einfluß von Licht und Trockenheit auf die Ausbildung der Wüstenpflanzen. Rechts Poterium spinosum aus Kleinasien; in der Mitte die gleiche Art, in einem Gewächshaus in Deutschland gezogen; links die verwandte mitteleuropäische Sanguisorba minor (Bibernell).

Auch die steinharte Hülle, von der manche Samen umschlossen sind, so vor allem die der Steinobstgewächse, mag als Schutzvorrichtung für das im Samen ruhende Pflänzchen richtig gedeutet sein. Fraglich bleibt es freilich immer, ob ein derartiges Merkmal sozusagen im Kampfe mit gewissen Tierarten durch Selektion entwickelt wurde, oder ob es ein zufälliges Nebenprodukt einer gewissen, zunächst ziellosen Entwicklung ist und sich erst nachträglich als „zweckmäßig" herausstellte. Solche Erwägungen gelten auch für die derbe Oberhaut so mancher lederartiger Blätter, für die Rinde der Holzgewächse mit ihren oft mächtigen Korkschichten und für eine große Zahl in der Pflanze entstehender chemischer Substanzen. Viele der letzteren sind zweifellos Ausscheidungsprodukte (Exkrete), wie z. B. die Gerbsäuren und die Oxalsäure. Das hindert jedoch nicht, daß sie auch abschreckende Wirkungen auf manche Tiere ausüben. Wenn beispielsweise die Oxalsäure sich als unlöslicher oxalsaurer Kalk in Nadelform in den Zellen vieler Pflanzen abscheidet, so gewinnen

dadurch, wie Versuche bewiesen haben, diese Pflanzen einen gewissen Schutz gegen Schnecken. Ähnliches gilt von der Kieselsäure der Schachtelhalme, der Riedgräser und vieler echter Gräser. Auch die ätherischen Öle vieler Pflanzen, die giftigen Alkaloide, vielleicht auch die Milchsäfte, z. B. der Wolfsmilchgewächse, hat man mit mehr oder weniger Berechtigung in ähnlichem Sinne gedeutet.

Abb. 315. Die Raupe des Gabelschwanzspinners (Harpyia) in „Schreckstellung".

Schutzmittel der Tiere. Bedeutend klarer werden die Beziehungen zwischen Körperbau und Schutzbedürfnis bei den Tieren. Hier ist, vor allem bei den Luftatmern, die Ausbildung starrer Skelettschichten an der Körperoberfläche weit verbreitet. Man braucht nur an den Gürteltierpanzer, an die Schildkröten mit ihrem Knochen- und Hornpanzer, an den Chitinpanzer der Insekten, den Kalk-Chitinpanzer der Krebse und die Kalkgehäuse der Schnecken und Muscheln zu denken. Auch das Stachelkleid des Igels gehört hierher, sowie die Fähigkeit des Igels, der Gürteltiere und der Rollasseln, sich im Falle der Gefahr einzurollen und dadurch dem Feinde den Angriff zu erschweren. Mit den Stacheln machten wir bereits den Übergang zu den Waffen, die sich im Tierreich zu großer Mannigfaltigkeit entwickelt haben, indem sie an allen nur denkbaren Körperteilen auftreten und den verschiedensten Bildungsprinzipien folgen. Die ursprünglichste Waffe ist bei den Wirbeltieren wohl das Gebiß. Sodann sei erinnert an die Hörner und Geweihe der Wiederkäuer, an die Hornbildungen der Rhinozerosse, die Hufe der Pferde, die Sporne der Vögel, die dornbewehrten Schwänze der Rochen und Dornschwanzeidechsen. In anderen Fällen ist es zur Ausbildung von Giftwaffen gekommen, die dann freilich auch vielfach in den Dienst des Angriffs gestellt wurden. Die Pflanzentiere mit ihren Nesselkapseln und die bienenartigen Tiere mit ihrem Wehrstachel seien als Beispiele genannt. Manche Tiere begnügen sich auch damit, giftige oder ekelerregende Flüssigkeiten auszustoßen, wie gewisse Ameisen, der Bombardierkäfer und unter den Säugetieren z. B. die Stinktiere. Schließlich sehen wir bei Zitterrochen, Zitterwelsen und Zitteraalen sogar elektrische Entladungen in den Dienst der Verteidigung gestellt.

Sehr häufig kommt es vor, daß Tiere durch üblen Geruch oder Geschmack die Wahrscheinlichkeit des Gefressenwerdens vermindern. Bekannt ist der widerwärtige Geruch der Wanzen, z. B. der Beerenwanze und der Bettwanze. Auch Käfer, wie Totengräber und Marienkäfer, scheiden Stoffe aus, die wahrscheinlich abstoßend auf manche Insektenfresser wirken. Von Wirbeltieren mit solchen Eigenschaften seien die Kröten und Salamander genannt. Daß keines dieser Abschreckungs-

mittel ein unbedingter Schutz ist, braucht kaum noch betont zu werden. Es ist deshalb in vielen Fällen auch recht schwierig, die schützende Wirkung streng zu beweisen.

Eine andere Methode, sich zu schützen, besteht in der Einschüchterung des Feindes durch Stimme und Haltung. Jedermann kennt dieses Verfahren bei Hunden und Katzen, Putern und Gänsen. Auch bei wirbellosen Tieren kommen so eigenartige Haltungen vor, daß man geneigt ist, sie in dieser Richtung zu deuten. Hierher gehört die „Schreckstellung" der Gabelschwanzraupen (Abb. 315) und vieler Blattwespenraupen (Abb. 316). Gewisse auffällige Färbungen der Tiere hat man als Schreck- und Warnfarben erklärt. So zeigt die Unke oder Feuerkröte, indem sie sich plötzlich auf den Rücken wirft, ihre feuerrot gefleckte Unterseite. Daß ferner der Feuersalamander so leicht an seiner gelben Fleckung auf schwarzem Grunde zu erkennen ist, kann ihm insofern nützlich werden, als durch diese „Warnfarbe" die Zahl der zwecklosen Angriffe auf das durch seine Hautgiftdrüsen gut geschützte Tier vermindert wird. Schließlich ist auch noch der merkwürdige Instinkt des Sichtotstellens zu erwähnen. Man findet ihn besonders bei manchen Käfern und Spinnen. Eine Wirkung kann er natürlich nur gegenüber solchen Räubern erzielen, die sich auf die Verfolgung lebender, d. h. sich bewegender Beutetiere beschränken.

Abb. 316. Blattwespenlarven in „Schreckstellung".

Über alle diese teils selbstverständlichen, teils aber auch zweifelhaften Dinge, denen sich zahlreiche ähnliche Beispiele anreihen lassen, gehen wir verhältnismäßig kurz hinweg, da es uns im wesentlichen nur darauf ankommt, die Hauptgesichtspunkte durch ein paar Beispiele zu belegen. Von besonderem Interesse aber ist die bei den Tieren so hervorragend ausgebildete Kunst des Sichverbergens, die uns nun etwas eingehender beschäftigen muß. Im einfachsten Falle sind es fertige Verstecke, die in Gestalt von Höhlen, Rindenspalten usw. sich den Tieren darbieten und von ihnen nur in Gebrauch genommen werden müssen. In anderen Fällen werden die Verstecke erst gegraben, genagt oder geformt. So werden Blätter zusammengesponnen oder gerollt, ferner Gespinste hergestellt und oft gar durch Einlagerung von Erde, Holzspänen oder Kot unkenntlich gemacht. Viele Meereswürmer fertigen aus Sand, Schlamm oder von ihnen selbst ausgeschiedenem Kalk Wohnröhren, und auch unter den Nestern der Vögel und Säugetiere sind manche, die als Versteck bezeichnet werden können. Gewisse Insekten stellen sogar tragbare Schutzgehäuse her, wie z. B. die Köcherjungfern und die Sackträgerraupen (Psychiden); und die Einsiedlerkrebse, die uns später noch beschäftigen sollen, werden durch einen merkwürdigen Instinkt dazu getrieben, leere Schneckenschalen zu suchen, um ihren weichen Hinterleib darin zu bergen. Wenn sich alsdann manche Zikaden und Blattläuse mit Wachsfäden bedecken, die von Hautdrüsen ausgeschieden werden, so nähert

Abb. 317. Der Taschenkrebs Dorippe lanata. Letztes Beinpaar rückenständig, zum Ergreifen von Fremdkörpern dienend. Rechts dieselbe Art, sich mit einem Seestern „maskierend".

sich dieses Verfahren bereits einer neuen Methode, die man als Maskierung bezeichnet hat.

Maskierung im eigentlichen Sinne findet man bei gewissen Taschenkrebsen oder Krabben. Eine der zahlreichen Gruppen, die man unterscheidet, hat die Eigentümlichkeit, daß das letzte Paar der Brustbeine, manchmal auch das vorletzte, rückenständig ist. Es wird nun bei der im Mittelmeer lebenden Dorippe lanata benutzt, um allerlei Fremdkörper, z. B. abgerissene Tangstücke, Seesterne u. a., zu ergreifen und damit den Rücken mehr oder weniger zu verhüllen (Abb. 317). Die Wollkrabbe (Dromia vulgaris) des Mittelmeeres (Abb. 318) und der Nordsee hält dagegen mit den Hinterbeinen mit Vorliebe einen Kieselschwamm (Suberites) fest, der bei seinem Wachstum sich der Form des Krabbenrückens anpaßt und schließlich eine genau passende Schutzhülle des Rückens bildet. Entsprechende Maskierungsinstinkte kommen aber auch bei Taschenkrebsen vor, welche keine „Rückenfüßler" sind, nämlich bei den Dreieckskrabben. Bei einer Anzahl dieser Krebse (Abb. 319) aus den Gattungen Hyas, Maja usw. trägt der Rückenpanzer Reihen von kleinen Chitinhaken. Es ist nun beobachtet, wie die Tiere mit ihren Scherenfüßen Stücke von Tangpflanzen und Polypenstöcken abpflücken und an den Haken befestigen, was in manchen Fällen zu einem Festwachsen und durch Hinzukommen selbsttätiger Ansiedlung weiterer Pflanzen und Tiere zu einem ganz dichten Bewuchs des Krebsrückens führt, so daß das Tier einen kleinen Wald von Algen und Polypenstöcken mit sich herumträgt. An solchen Krebsarten hat man nun bemerkenswerte Versuche angestellt, aus denen folgt, daß die Tiere eine gewisse Wahl unter den Maskierungsobjekten treffen.

Mimikry bei Schmetterlingen (nach Weismann).

Die lateinischen Ziffern bezeichnen immune (also nachgeahmte) Arten, die deutschen Ziffern nachahmende Formen.

I. Heliconius Eucrate, Südamerika; 1. Perhybris Pyrrha, a) Männchen, b) Weibchen, O Oberseite, U Unterseite.

II. Danais Chrysippus, Afrika; 2. Papilio Merope, Weibchen, 1. Form.

III. Amauris niavius, Südafrika; 3. Papilio Merope, Weibchen, 2. Form.

IV. Amauris Echeria, Südafrika; 4. Papilio Merope, Weibchen, 3. Form.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Abb. 318. Wollkrabbe (Dromia) mit Kieselschwamm.

Gab man ihnen im Aquarium Fetzen von Seidenpapier verschiedener Färbung, so bedeckten sie ihren Rücken stets mit Stücken derjenigen Farbe, an welche man sie als Farbe der Umgebung gewöhnt hatte. So kommt also, offenbar durch Vermittlung des Auges und eines besonderen Instinktes, eine Anpassung an die Farbe der Umgebung zustande. Wird diese Anpassung unmöglich gemacht, so geben die Tiere durch besonders unruhiges Verhalten deutlich zu erkennen, daß ihnen etwas fehlt.

Schutzfarbe und Schutzform. Während es bei der Maskierung Fremdkörper sind, durch welche die Tiere sich der Umgebung ähnlich machen, kommen wir nun zu der großen Gruppe von Fällen, in denen die Übereinstimmung mit der Umgebung

Abb. 319. Ein „Spinnenkrebs" (Hyas), mit Tang bewachsen.

das Ergebnis einer bestimmten Körperfärbung oder Körperform ist. Fassen wir zunächst die Schutzfärbung ins Auge, so zeigt sich, wie ausgedehnte Gebiete mit gleichbleibender Bodenfarbe zahlreichen hier lebenden Tieren eine ganz bestimmte „Uniform" aufdrängen. So sind Wüstentiere (Taf. XVII) im allgemeinen braun, gelb oder graugelb, Schneetiere (Abb. 320) sehr oft weiß, Gras- und Baumtiere vielfach grün, Bewohner der Baumrinden dagegen wieder braun oder graubraun. Die fahlgelben oder bräunlichen Wüsteneidechsen, Wüstenlerchen, Springmäuse und Schakale, die weißfarbigen Eisbären, Eisfüchse, Alpenhasen und Schneehühner, die grünen Laubfrösche, Heuschrecken, Grashüpfer, Käfer, Wanzen, Raupen und Spinnen, die braunen oder grauen Spannerraupen und sonstigen Rindeninsekten liefern zahlreiche überzeugende Beweise für die — wenigstens mittelbare — Einwirkung der Umwelt auf die Färbung der Tiere. Besonders auffällig ist die gleichmäßige Färbung der Wüstentiere, was aus der meist sehr eintönigen und über besonders große Gebiete verbreiteten Untergrundfärbung sich leicht erklärt. Wo aber Unterschiede in der Bodenfärbung hervortreten, da hat man bei einer und derselben Art, je nach ihrem Vorkommen auf dieser oder jener Bodenfarbe, mehrfach auch entsprechend gefärbte Varietäten festgestellt, so bei den Haubenlerchen der Sahara und ihrer Grenzgebiete und bei den Heuschrecken der algerischen Sahara.

Während es sich in manchen Fällen um Varietätenbildung handelt, ist häufig auch eine individuelle Anpassungsfähigkeit nachweisbar. So hat Vosseler experimentell gezeigt, daß die erwähnten algerischen Heuschrecken kurz nach der Häutung sich — offenbar durch Pigmentverschiebung in der Haut — nach der Färbung des jeweiligen Grundes umfärben können. Ein vortreffliches Beispiel für diese Fähigkeit liefert auch ein kleiner zehnfüßiger Krebs der europäischen Meere, die Garnele Hippolyte varians. Sie lebt auf den grünen, braunen oder roten Algen- und Tangrasen der Küstenzone, in der Färbung jedesmal ihrer Unterlage gleichend. Bringt man solche Tiere im Aquarium gewaltsam auf andersgefärbte Pflanzen, so suchen sie alsbald wieder die ihnen gleichfarbige Art auf. Gibt man aber verschiedenfarbigen Tieren nur grüne oder rote Pflanzen, so tritt Umfärbung ein, und schließlich haben alle infolge von Pigmentverschiebung in den zahlreichen Farbstoffzellen der Haut dieselbe grüne bzw. rote Farbe. Das Verhalten der Tiere erinnert also in hohem Grade an jene schon erwähnten Dreieckkrabben, die sich entsprechend der Farbe ihres Untergrundes maskieren. Auch hier muß also ein instinktives Empfinden der Farbengleichheit und -verschiedenheit die Ursache des Verhaltens sein. Daß dergleichen Umfärbungen auch bei den niederen Wirbeltieren weitverbreitet sind, ist allgemein bekannt. Es braucht nur an die Laubfrösche und die Fische, und unter den letzteren besonders an die Plattfische oder Schollen, erinnert zu werden, die sich ja in hohem Grade der Färbung des Untergrundes, in den sie sich teilweise einzuwühlen pflegen, anpassen. Solcher Farbenwechsel wird auch hier stets durch mehrere Arten meist verzweigter Farbstoffzellen (Chromatophoren) erzielt, die ihr Pigment entweder auf ein winziges Pünktchen zusammendrängen, so daß es an Wirksamkeit für unser Auge verliert, oder es auf die Zellverästelungen verteilen, wodurch sein Einfluß auf die Gesamtfärbung der Haut zunimmt. Beim Laubfrosch z. B. ist gelbes und schwärzliches Pigment vorhanden, und durch dessen optisches Zusammenwirken entsteht die bekannte grüne Färbung des bei warmem

Wetter im Laube sitzenden Tieres. Hält man den Frosch in der warmen Hand, so zieht sich das schwarze Pigment derart zusammen, daß das gelbe Pigment durchscheint und seine Wirkung überwiegt; das Tier wird also gelb. Wird das Wetter dagegen kalt, so dehnt sich das schwarze Pigment aus und verdeckt das gelbe, so daß das Tier eine schwärzliche Farbe annimmt.

Abb. 320. Großes Wiesel oder Hermelin. Oben im Winterkleid, unten im Sommerkleid.

Bei den warmblütigen Wirbeltieren, den Vögeln und Säugetieren, fällt infolge des Feder- und Haarkleides die Möglichkeit der Umfärbung durch Farbstoffzellen (Chromatophoren) fort. Dagegen finden wir bei gewissen nordischen und alpinen Arten einen auffallenden jahreszeitlichen Farbenwechsel der Haare und Federn. Der Eisfuchs, das Hermelin (Abb. 320), der Schneehase und das Schneehuhn sind im Sommer braun, zum Winter hin aber färben sie sich weiß, passen sich also in beiden Jahreszeiten der durchschnittlichen Farbe des Untergrundes an. In diesen Fällen wird der regelmäßige Haar- oder Federwechsel für die Umfärbung ausgenutzt.

Die Vögel bieten, ganz abgesehen von der nur wenigen Arten zukommenden winterlichen Anpassung an die Schneedecke, zahllose Beispiele für ganz hervorragend gute Schutzfärbung. Bei allen Vögeln, welche in offenen, von oben her sichtbaren Nestern brüten, wie z. B. die Rebhühner und Lerchen, sind die Weibchen stets, wenigstens an der Oberseite, von unscheinbarster, dem Boden sich anpassender Färbung, in der Regel gesprenkelt, so daß sie, wenn sie während der Brutzeit im Neste sitzen, aufs beste geschützt sind. Auch besitzen sie, wie alle mit guter Schutzfärbung versehenen Tiere, den Instinkt, sich bei Annäherung eines Feindes ruhig zu verhalten, also sich nicht durch Bewegungen zu verraten. Da die brütenden Tiere, also die Weibchen, für die Erhaltung der Art von entschieden größerer Bedeutung sind als die Männchen, deren Hauptaufgabe mit der Befruchtung abgetan ist, so ist es verständlich, daß die Vogelweibchen oft so weit hinter der Farben- und Formenpracht der Männchen zurückbleiben, wofür ja die Paradiesvögel und Kolibris die auffälligsten Beispiele liefern. Das besondere Schutzbedürfnis der Weibchen ist also in diesen Fällen ein Hindernis, durch das die Ausbildung lebhafterer Farben unmöglich gemacht wird. Ein trefflicher Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung wird von einem im hohen Norden brütenden Regenpfeifer (Eudromias

morinellus) erbracht. Bei dieser Art brütet nämlich das Männchen, und, ganz entsprechend dem oben Dargelegten, weist es denn auch die notwendige Schutzfärbung auf, während das Weibchen lebhafter gefärbt ist.

Übrigens beschränkt sich, wie allgemein bekannt, die Schutzfärbung bei den offen brütenden Vögeln nicht auf die älteren Tiere, sondern kommt auch den Eiern und den Jungen zu. Möwen und Seeschwalben, Kiebitze und Schnepfen, Strandläufer und Regenpfeifer haben ihre Eier durch Fleckung und Sprenkelung zum Teil in ganz bewundernswerter Weise dem Boden angepaßt, auf dem das oft recht primitive Nest angelegt ist. Auch Rebhühner, Wachteln und Lerchen haben schutzgefärbte Eier, während im Gegensatz dazu die Höhlenbrüter weiße Eier legen.

Noch eine andere Tiergruppe soll zur Erläuterung der Schutzfärbung zunächst aus der Fülle des sich darbietenden Stoffes herausgehoben und etwas näher betrachtet werden, die Schmetterlinge. In dieser durch die Pracht ihrer Farben berühmten Insektengruppe treten uns wiederum auch die allerunscheinbarsten Färbungen entgegen, und zwar, was das Bemerkenswerteste ist, häufig an einem und demselben Tiere. Welch ein Gegensatz zwischen der leuchtend und schön gefärbten Flügeloberseite beim Admiral, Tagpfauenauge, Fuchs, Distelfalter usw. und der düster gefleckten Unterseite beider Flügel! Wie verschieden ist ferner beim großen Ordensband, einem bekannten Eulenfalter, oder bei vielen Schwärmern, z. B. dem Ligusterschwärmer oder dem Abendpfauenauge, die düstere Oberseite der Vorderflügel von der buntgefärbten der Hinterflügel! Jeder, der diese Tiere nicht nur in unseren Museumssammlungen, sondern lebend in der Natur gesehen hat, weiß, womit diese Gegensätze zusammenhängen. Woher der Antrieb zur Entwicklung der lebhaften Farben im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Tiere gekommen ist, wissen wir nicht. Aber das eine lehren Tierbeobachtung und Tiervergleich aufs deutlichste, daß auch hier wieder das Bedürfnis nach Schutz das Hemmungsmittel für die weitere Ausbreitung bunter Farben und der begünstigende Faktor für die Ausbildung düsterer Färbungen gewesen sein muß. Und so bildeten die in der Ruhe mit hochgeklappten Flügeln sitzenden Tagfalter ihre Schutzfärbung an den Flügelunterseiten aus, während die Eulenfalter und Schwärmer, die im Sitzen ihre Hinterflügel unter den Vorderflügeln bergen, an der Oberseite der Vorderflügel ein schützendes Flügelmuster entwickelten.

Wir können nun die Gruppe der Schmetterlinge benutzen, um von der einfachen Schutzfärbung, d. h. der Nachahmung irgendeiner gefärbten Fläche zur Besprechung der Nachahmung bestimmter Gegenstände überzugehen. Hierbei spielt dann nicht nur die Farbe, sondern auch die Zeichnung sowie die Form eine wichtige Rolle. Unsere Betrachtungen seien an zwei brasilianische Schmetterlinge der Gattungen Anaea und Siderone angeknüpft, die auf unserer Tafel XXIII dargestellt sind. Solche Arten leben meist in Wäldern und ähneln toten, gelben oder braunen Blättern. An der Erzeugung dieses Täuschbildes ist in der Regel ein von der Hinterecke des Hinterflügels zur Vorderecke des Vorderflügels ziehender, dunklerer Farbstreif, der die Mittelader des Blattes vortäuscht, besonders beteiligt. Auch können von ihm andere Farbstreifen schräg abgehen, die den Nebenadern entsprechen. Keine dieser „Adern" aber hat irgend etwas mit den wirklichen und weit unauffälligeren Flügeladern zu tun, die naturgemäß einen ganz anderen Verlauf aufweisen.

Auch ist noch zu beachten, daß die „Mittelader" sich aus zwei Stücken zusammensetzt, von denen das eine dem Vorder-, das andere dem Hinterflügel angehört, und die doch infolge bestimmter Flügelhaltung des Tieres wie eine einheitliche „Ader" erscheinen. Oft kommt nun aber zur schützenden Form die schützende Gestalt hinzu, indem sich z. B. an der Hinterecke des Hinterflügels ein Fortsatz ausbildet, der an die ähnlichen Bildungen der Schwalbenschwanzschmetterlinge erinnert, und in welchen die vorgetäuschte Mittelader hineinläuft, so daß der Eindruck eines Blattstieles entsteht. Wenn dann gar der Außenrand der zusammengelegten Flügel einen ziemlich tiefen Ausschnitt hat, den man sonst nicht zu sehen gewohnt ist, so erhält das „Blatt" bisweilen ein Aussehen, als ob es vom Rande her von einer Raupe angefressen wäre. Da auch scheinbare Nebenadern oft wohlentwickelt sind, so kann auf diese Weise ein überaus blattähnliches Täuschbild entstehen. Es gibt eine große Zahl derartiger Schmetterlinge, die man wohl als „Blattschmetterlinge" zusammengefaßt hat. Aber auch solche Formen kommen vor, wo der „Blattstiel" sich am Vorderflügel entwickelt hat. Der Grad der Blattähnlichkeit ist sehr verschieden. Gemeinsam ist allen die Ausbildung einer scheinbaren Mittelader. Die Oberseite der Flügel ist in der Regel bunt gefärbt.

Wir wollen hier einen Augenblick haltmachen in der Schilderung der Tatsachen und uns die Frage nach der möglichen Entstehung derartiger Täuschbilder vorlegen, denn gerade die Schutzfärbung und Schutzform hat hohes deszendenztheoretisches Interesse gewonnen. Insbesondere Weismann hat in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" diese Dinge eingehend durchdacht. Die Grundfrage ist: Lamarck oder Darwin? Was nun eine etwa zu versuchende lamarckische Erklärung betrifft, so scheidet die von Lamarck für die Tiere an erste Stelle gerückte vererbte Wirkung des Gebrauchs hier, wo es sich gar nicht um aktive Körpergebilde handelt, völlig aus. Es bleibt somit nur die direkte Bewirkung der Umwelt übrig. Man könnte annehmen, daß etwa eine bestimmte, vom Untergrunde ausgehende Lichtwirkung, verbunden vielleicht mit hoher Temperatur, allgemein die „Wüstenfarbe" erzeugt, daß entweder die vom Schnee ausgehende Lichtstrahlung oder auch die Kälte die Weißfärbung bedingt, und daß das Grün der Wiesen und Wälder unmittelbar die grünen Körperfarben erzeugt habe. Daß nicht alle Tiere der Wiesen grün sind, würde durch verschiedene Empfänglichkeit erklärt werden müssen. Aber solchen Annahmen erwachsen unüberwindliche Schwierigkeiten. Denn warum entwickelt sich die Wüstenfarbe nur an der Oberseite der Tiere, während die Unterseite, die dem reflektierten Bodenlicht in erster Linie ausgesetzt ist, heller bleibt? Schon in diesem einfachsten Falle relativ gleichmäßiger Färbung läßt uns die Lehre im Stich, und noch weit stärker empfindet man ihre Unzulänglichkeit, wenn man sich jetzt die Fülle der auf der Kombination mehrerer Farben, auf Zeichnung und auf Formgebung beruhenden Anpassungen vergegenwärtigt. Wie sollte, um nur ein Beispiel zu nennen, die scheinbare Mittelader der blattähnlichen Flügel durch direkte Bewirkung entstanden sein? Wenn hier Lamarcks Lehre versagt, so fragt es sich: Was kann die Darwinsche Selektion leisten? Setzen wir die Variabilität der Färbung voraus, gleichgültig, ob wir sie uns nun mit Darwin in allerkleinsten Schritten oder nach neuerer Annahme in kleinen oder großen Sprüngen denken, so wird die Selektion alle Farbenabänderungen begünstigen, die einem schutzbedürftigen Tiere

stärkeren Schutz gewähren, und alle solchen Abänderungen im Laufe der Generationen vernichten, die das Tier auffällig machen würden. Und was von der Färbung im allgemeinen gilt, das hat schließlich auch für alle etwa auftretenden Farbflecken und -streifen, also für alle Zeichnungen, und schließlich auch für die wechselnden Formen Gültigkeit. Es kann schwerlich geleugnet werden, daß, wenn die Natur die wechselnden Elemente der Zeichnung liefert, die Selektion sie im Laufe der Generationen „zweckmäßig" ordnen wird, indem sie das Unzweckmäßige vernichtet.

Es bleibt dann nur noch die Frage nach dem Ursprung der Variabilität, also nach den Ursachen der Veränderung der Erbmasse. Hier muß auf unsere früheren Betrachtungen zur Abstammungslehre verwiesen werden. Die Schwierigkeiten, die sich der Beantwortung dieser Frage entgegenstellen, sind es gewesen, durch die der Zoologe Eimer zur Annahme innerer Entwicklungsgesetze veranlaßt wurde, auf Grund deren sich z. B. das Flügelmuster eines Blattschmetterlings mit Notwendigkeit entwickeln mußte. Weshalb aber findet sich dann die Blattähnlichkeit nur bei Schmetterlingen, welche gewohnt sind, an beblätterten Zweigen auszuruhen? Selbst wenn wir zur Erklärung des Auftretens der Elemente von Färbung und Zeichnung uns einstweilen mit der Annahme eines inneren Entwicklungs- und Variationstriebes begnügen wollen, müssen wir die Selektion doch wohl als ordnendes Prinzip hinzunehmen. So ist die Lehre von den schützenden Farben und Formen eine starke Stütze für die Selektionslehre und ein Musterbeispiel zu ihrer Erläuterung geworden.

Nach dieser Abschweifung ins theoretische Gebiet sei nun die Schilderung der Tatsachen fortgesetzt. Da wäre zunächst an jene merkwürdigen, pflanzenfressenden, tropischen Heuschrecken zu erinnern, die entweder grünen Blättern gleichen, wie das „wandelnde Blatt" (Taf. XXIV, Phyllium) oder die durch vollständigen oder teilweisen Verlust der Flügel und stabförmige Gestaltung des Körpers zu sogenannten „Stabheuschrecken" (Taf. XXIV, Bacillus, Dixippus usw.) geworden sind. Ihnen reihen sich die räuberisch lebenden Mantiden mit ihren zu Fangwerkzeugen umgewandelten Vorderbeinen an, zu denen auch die europäische Gottesanbeterin (Mantis religiosa) gehört. Hier haben wir einen jener ziemlich zahlreichen Fälle, wo Tiere sich schützend färben, um ihrer Beute aufzulauern. Die genannte europäische Art weist mit ihren grünen Flügeln erst einen schüchternen Anfang zu solcher Entwicklung auf. In den Tropen aber finden sich Formen, die je nach ihrem Aufenthaltsorte sich rindenähnlich (Taf. XXIV) oder blattähnlich ausbilden und im letzteren Falle an weitgehender Anpassung dem „wandelnden Blatte" nichts nachgeben. Ein wunderbares Beispiel dieser Art ist die afrikanische „Teufelsblume" (Taf. XXIV), die, wenn sie ihrer Beute harrt, durch die lebhaft violett gefärbte Unterseite der erhobenen Raubbeine gleichzeitig eine Blüte vortäuscht und so ihre blütenbesuchenden Opfer ins Verderben lockt.

Wir wollen diesen ausländischen Beispielen aus der Klasse der Gliederfüßer jetzt noch zwei heimische anreihen. Das erste ist eine Eule (Xylina, Abb. 321), die mit angelegten Flügeln täuschend einem Stückchen morschen Holzes gleicht. Weismann hat in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" beschrieben, wie er selbst einmal durch diesen „sich tot stellenden" Schmetterling irregeführt worden ist. Der zweite Fall betrifft eine Anzahl von Spannerraupen (Abb. 322), welche die Gewohnheit haben, an Zweigen auszuruhen, indem sie sich mit den Afterfüßen

Abb. 321. Die Eule Xylina, links mit ausgebreiteten Flügeln, rechts mit angelegten Flügeln, einem Stück Holz ähnelnd.

ihres Körperendes festhalten und den übrigen Körper geradegestreckt schräg vom Zweig fortrichten. Ein feiner Gespinstfaden, der von ihrem an der Unterlippe liegenden Spinnrohr zum Zweige hinführt, erleichtert ihnen dann oft diese Haltung. In solcher Lage erwecken die braunen Raupen durchaus den Eindruck eines kleinen Seitenzweiges, wobei manche Arten gar noch kleine Höcker haben, die an „schlafende Knospen" erinnern. Wer dergleichen Raupen einmal draußen im Freien selbst gesucht hat, weiß, wie sehr sich der Sammler darauf einstellen muß und wie oft er trotzdem über manches Tier hinwegsieht.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß man auch bei gewissen Pflanzen auffällige Übereinstimmungen mit Gegenständen der natürlichen Umgebung fand. Wir denken hier an südafrikanische Arten aus den Gattungen Mesembryanthemum (Taf. XI) und Crassula, welche vielfach Gesteinstrümmern, mit Flechten bewachsenen Felsstücken oder Vogelexkrementen täuschend ähnlich sehen. Sie sollen dadurch, wie man annimmt, dem Auge der pflanzenfressenden Tiere entgehen. Den ersten Anlaß zu der Ausbildung dieser für pflanzliche Wesen ganz wunderlichen Formen hat sicherlich das Bedürfnis nach Wassererspamis gegeben. Es handelt sich um echte Xerophyten, die mit den Kakteen bezüglich der Verkleinerung der Oberfläche im Vergleich zum Volumen wetteifern. Aber man darf sich vielleicht vorstellen, daß in zweiter Linie durch pflanzenfressende Tiere auch eine Selektion zugunsten der Ausbildung möglichst unauffälliger Erscheinungen stattgefunden hat, so daß also auch hier wohl von Schutzfarbe und Schutzform gesprochen werden kann. Immerhin mag doch noch ausdrücklich betont werden, daß ein strenger Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung bis jetzt nicht vorliegt. Ist doch selbst bei den bestbegründeten Beispielen aus

Abb. 322. Eine zweigähnliche Spannerraupe (Geometra papilionaria).

dem Tierreich immer zu bedenken, daß eine mit Hilfe des menschlichen Auges und der menschlichen Gehirntätigkeit festgestellte „Übereinstimmung" gegenüber einem Tiere mit anderen Sinnesorganen und abweichendem psychischem Leben nicht unbedingt denselben Wert zu haben braucht. Es sei auch daran erinnert, wie verschieden das Umweltbild für zwei verschiedene Tiere sein muß, von denen das eine sich vorwiegend mit Hilfe des Gesichtssinnes, das andere aber mit Hilfe eines weit über das Durchschnittsmaß entwickelten Geruchssinnes orientiert. Auf keinem Gebiete der Biologie ist es so schwer, sich von „anthropozentrischen" Auffassungen freizuhalten, wie in der Lehre von den Schutzeinrichtungen der Organismen.

Mimikry. Die Beispiele für schützende Färbung und Körperform, soweit sie zur Nachahmung bestimmter Naturgegenstände führen, bilden den Übergang zu einer Erscheinung, die man, da sie zuerst von englischen Forschern erkannt wurde, mit dem englischen Ausdruck „Mimicry" (= Nachäffung) bezeichnet. Man versteht darunter die Nachahmung eines Organismus, der wegen irgendwelcher abstoßender Eigenschaften wenig verfolgt wird, durch einen anderen, der diese Eigenschaften nicht hat, der aber infolge seiner „Verkleidung" die Vorteile des ersteren mitgenießt. Die ursprünglichen und bis auf den heutigen Tag typischen Beispiele liefern die Schmetterlinge. Der Entdecker der Erscheinung war der englische Naturforscher Bates, der im Jahre 1862 zum ersten Male darüber berichtete. Bei seinen Insektenstudien im Gebiete des Amazonenstromes kam es ihm des öfteren vor, daß er beim Fange der in ganzen Schwärmen auftretenden Helikoniden unter zahlreichen Tieren dieser Familie vereinzelt ein Stück fand, das sich bei genauerer Untersuchung als ein Angehöriger der Weißlinge oder Pieriden erwies, obwohl es in Flügelform, Zeichnung und Farbe den ganz charakteristisch gestalteten und gefärbten Helikoniden glich (Taf. XXV). Wenn er in verschiedenen Gegenden verschiedene Helikonidenarten fand, so hatten auch die unter ihnen auftretenden Pieriden immer gerade das Aussehen des betreffenden Helikoniden. Hier muß eingeschaltet werden, daß die Helikoniden sich durch auffallend schmale Flügel von den meisten Pieriden unterscheiden, daß ferner ihre Hinterflügel erheblich kleiner sind als die Vorderflügel, und endlich, daß die Helikoniden sich durch besonders bunte Flügelfärbung — rot, gelb, braun — von charakteristischem Muster auszeichnen, während bei den Pieriden eine ganz andere Färbung, die ja zu dem Namen „Weißlinge" Anlaß gab, vorherrscht. Bates und andere haben gezeigt, daß die Helikoniden wegen eines widrigen Geschmacks von den insektenfressenden Vögeln verschmäht werden, oder daß sie, wie ein später geprägter kurzer Ausdruck lautet, „immun" sind. Die auffallende Buntheit kann somit in ähnlicher Weise wie beim Feuersalamander als Widrigkeitszeichen gedeutet werden. Da man weiß, daß junge Vögel die genießbaren und ungenießbaren Tiere durch persönliche „Erfahrung" unterscheiden lernen, so werden auch alle „immunen" Arten gewisse Opfer bringen müssen, um diese Erfahrung zu ermöglichen; aber die Zahl der dabei getöteten oder verletzten Tiere wird um so geringer sein, je leichter das Insekt durch seine Färbung usw. dem Vogel das Kennenlernen macht. Soviel über die Helikoniden; bei den Nachahmern aus der Familie der Pieriden kommt zu der Helikonidenähnlichkeit als sehr wesentliches Merkmal noch der Instinkt hinzu, sich unter die Helikonidenschwärme zu mischen, sowie die verhältnismäßige Seltenheit. Erst das unmittelbare Nebeneinander-

vorkommen der immunen und der nachahmenden Art macht aus der rein zufälligen Übereinstimmung im Aussehen einen Mimikryfall, während im Falle eines gleichartigen Aussehens von Tieren, die getrennt voneinander leben, von Mimikry nicht die Rede sein kann. So gibt es z. B. Vögel, die, wenn man sie im Museum nebeneinander sieht, schwer zu unterscheiden sind, obwohl sie von den Systematikern zu verschiedenen Gattungen gerechnet werden. Daß es sich nicht um Mimikry handelt, erkennt man jedoch, sobald man etwa liest, daß die eine Art in Südafrika, die andere in Nordamerika vorkommt. Wie notwendig ferner die größere Seltenheit des Nachahmers ist, sieht man ein, wenn man sich einmal vorstellt, die Zahl der Pieriden nehme in einem Helikonidenschwarm so sehr zu, daß sie an Zahl die Helikoniden weit übertreffen. Dann werden junge Vögel oder andere Feinde bei ihren Freßproben durchschnittlich häufiger auf Pieriden als auf Helikoniden stoßen, und es kann sich keine so ausgeprägte Gewohnheit zur Meidung der betreffenden Insekten ausbilden.

Seit der Entdeckung von Bates sind noch zahlreiche Fälle von Mimikry bei Schmetterlingen entdeckt worden, und zwar in allen tropischen Ländern. Statt der rein amerikanischen Familie der Helikoniden sind es außerhalb Amerikas andere Familien, denen die immunen Arten angehören. Einige dieser Fälle sind dadurch bemerkenswert, daß nur das Weibchen als das schutzbedürftigere Geschlecht die Nachäffung betreibt. Hierfür bietet ein schöner afrikanischer Schwalbenschwanzfalter, Papilio Merope, ein treffliches Beispiel (Taf. XXV). Das Männchen hat gelblichweiße Flügel mit etwas schwarzer Zeichnung und mit Schwänzen an den Hinterflügeln. Die Weibchen sind jedoch in der Regel in Flügelform und Farbe von den Männchen ganz verschieden, denn es fehlen ihnen z. B. die Schwänze, und das Schwarz der Flügel ist weit ausgedehnter. Die Zusammengehörigkeit ergibt sich mit Sicherheit, wenn man beide Geschlechter aus den Eiern eines und desselben Weibchens zieht. Nun kommt aber als weitere Eigentümlichkeit hinzu, daß es in Afrika vier verschiedene Weibchenformen dieses Falters gibt, von denen jede eine andere immune Art aus der Familie der Danaiden nachahmt. Die Verbreitungsgebiete dieser Formen greifen vielfach ineinander über, so daß man z. B. aus einem einzigen Eiersatz außer den typischen Männchen drei Weibchenformen gezogen hat. Man sieht also, daß bei dieser Art das weibliche Geschlecht einen Polymorphismus aufweist, der nicht mit einer beliebigen Variabilität verwechselt werden kann, da es sich um eine ganz beschränkte Zahl bestimmter Zeichnungs- und Färbungsmöglichkeiten handelt, welche auf ebenso viele Arten immuner Danaiden bezogen sind. Nur in Abessinien kommt zu den „mimetischen" Weibchenformen noch eine fünfte Form hinzu, die in Flügelform und Färbung fast ganz mit den Männchen übereinstimmt. Man wird nicht umhin können, diese Form als die ursprüngliche und die vier „mimetischen" Formen als die abgeänderten und abgespaltenen anzusehen.

Noch eine weitere Tatsache verdient schließlich als wesentlich hervorgehoben zu werden. Unter den südamerikanischen Nachahmern der Helikoniden finden sich auch solche, die im männlichen Geschlechte fast ganz den Charakter der Pieriden, also wesentlich weiße Flügelfärbung, beibehalten haben, nur mit dem Unterschiede, daß sie auf der Unterseite der Flügel andeutungsweise Zeichnungs- und Färbungs-

elemente der Helikoniden besitzen. Das läßt sich kaum anders deuten, als daß das weibliche Geschlecht als das schutzbedürftigere in der Anpassung dem männlichen Geschlechte vorauseilt.

Auch die Erscheinungen der Mimikry geben uns Anlaß, die theoretische Frage nach der Möglichkeit ihrer Entstehung aufzuwerfen. Es liegt nahe, da das Lamarckſche Prinzip auch hier versagt, anzunehmen, daß auch diese Nachahmungserscheinungen durch Häufung kleinerer oder kleinster Variationen mittels natürlicher Zuchtwahl entstanden sind. Dies ist die Auffassung von Darwin, Weismann und anderen. Eine andere Erklärung hat O. Hertwig in seinem Buche „Das Werden der Organismen" (Jena 1916) versucht. Er weist darauf hin, wie verbreitet die Erscheinung ist, daß Tiere ganz verschiedener Organisation ähnliche und doch der Entstehung nach verschiedene Formen annehmen, Schalen erzeugen usw., daß ferner oft einander näherstehende Tiere verschiedener Art oder Gattung einander sehr ähnlich sind, ohne daß von Mimikry die Rede sein kann. Auch macht er darauf aufmerksam, daß oft mehrere immune Schmetterlingsarten ein gemeinsames Farbenmuster aufweisen, die dann von anderen, genießbaren Arten „nachgeahmt" werden. Solche Artengruppen hat man als Mimikryringe bezeichnet. Das alles deutet nach seiner Ansicht darauf hin, daß gewisse Zeichnungs- und Färbungstendenzen durch verschiedene Schmetterlingsfamilien verbreitet sind, nur in der einen Familie, z. B. bei den Helikoniden stärker, bei anderen, wie den Pieriden, schwächer. Er stellt sich mit dieser Annahme der aus inneren Ursachen entspringenden Entwicklungstendenzen also auf den Eimerschen Standpunkt, der schon vorhin erwähnt wurde. Ist nun eine Pieridenart aus solchen inneren Ursachen heraus einer im gleichen Gebiete lebenden Helikonidenart ähnlich geworden, so braucht bei den Pieriden auf Grund des allgemeinen Strebens nach dem Nichtbeachtetwerden nur die Gewohnheit aufzutreten, sich unter die Helikoniden zu mischen. Nach dieser Hertwigschen Auffassung handelt es sich also bei der Übereinstimmung in Zeichnung und Färbung um zwar aus inneren Gesetzen folgende Erscheinungen, die aber zunächst nicht auf Beziehungen der Arten zueinander beruhen, und insofern „zufällig" genannt werden können. Was sie hinterher zu scheinbaren Anpassungen macht, ist der sich spezifisch ausbildende Schutzinstinkt. In diesem Instinkte liegt also die Anpassung. Aber der Instinkt läßt sich nach Meinung der Lamarckianer als vererbte Gewohnheit auffassen, und die Gewohnheit beruht auf psychischen Vorgängen im schutzsuchenden Tiere.

Gegenüber diesem Erklärungsversuche sei zunächst darauf hingewiesen, daß die „vererbte Gewohnheit" den Vertretern des Satzes von der Nichtvererbung erworbener Eigenschaften unannehmbar ist. Und gewisse Schwierigkeiten bereitet ja wohl auch der Polymorphismus der Weibchen von Papilio Merope. Doch soll hierauf nicht weiter eingegangen werden. Nur eines sei noch bemerkt, daß nämlich der Hertwigsche Erklärungsversuch die Selektion auch noch nicht überflüssig macht. Denn, wenn heute eine Pieridenart einer besonderen Helikonidenart gleicht und unter ihr Schutz sucht, so ist doch wohl anzunehmen, daß dieses eine Ergebnis der angenommenen inneren Entwicklungstendenzen ursprünglich nicht das einzige war, daß vielmehr zahlreiche andere Ergebnisse durch Selektion ausgemerzt wurden. So ergänzt wird die Hertwigsche Erklärung zu einer Verbindung

der Mutations- und Selektionslehre, wie wir sie schon an anderer Stelle vertreten haben.

Die Schmetterlingsmimikry darf trotz vielfacher Anfechtungen, welche sie erfahren hat, heute als ein gesicherter Besitz unseres Wissens von den Beziehungen der Tiere zueinander gelten. Anders steht es mit einer großen Zahl anderer angeblicher Mimikryfälle, die zum Teil recht angreifbar sind. Hierher gehört die Wespen- und Hummelähnlichkeit gewisser Schmetterlinge, auch bei uns heimischer, wie des Hornissenschwärmers, oder die Bienenähnlichkeit mancher Fliegen, z. B. der Blumenfliege Eristalis tenax. In diesen Fällen haben manche Biologen angenommen, daß die unbewaffneten Schmetterlinge und Fliegen aus ihrer Ähnlichkeit mit wehrhaften Insekten Vorteile ziehen. Da die Berechtigung dieser Annahme sich aber kaum durch Beobachtung bestätigen läßt, wird man gut tun, die Fälle aus der Liste der Mimikrybeispiele zu streichen. Etwas anders liegen die Dinge bei einer Anzahl sogenannter Ameisengäste, besonders von Käfern, die, in Ameisennestern lebend, mehr oder weniger Ameisenform angenommen haben. Hier spricht wenigstens das regelmäßige Zusammenleben mit den Ameisen zugunsten von Mimikry.

d) Tierfangende Pflanzen.

Wir verlassen nun die offenbar durch den Gegensatz zwischen Räuber und Beutetier hervorgerufenen Schutz- und Trutzmaßnahmen, um uns wieder den eigentlichen Ernährungsfragen zuzuwenden. Eine der merkwürdigsten, hierher gehörigen Tatsachen ist es, daß es Pflanzen gibt, die, ganz im Widerspruch mit der landläufigen Auffassung von der passiven Rolle der Pflanzen im Naturleben, Tiere fangen, töten und als Nahrung verwenden. Obwohl schon seit dem 18. Jahrhundert mehrere Beobachtungen gemacht wurden, die geeignet waren, dieses Ernährungswunder aufzudecken — hat doch z. B. schon Goethe den Fang von Tieren durch den Sonnentau gesehen — so haben doch erst die Untersuchungen Darwins zu seiner klaren Erkenntnis verholfen. Heute kennt man gegen 400, den verschiedensten Familien angehörige Tierfänger oder „fleischfressende" Pflanzen, wie man sie auch wohl genannt hat.

Als erstes Beispiel mögen die Sonnentau-Arten (Drosera, Abb. 323) unserer Moore dienen. Sie gehören zur Gruppe der „Drüsenfänger", denn ihre in bodenständiger Rosette angeordneten Blätter sind an der Oberseite mit Drüsenköpfchen besetzt, die nach dem Blattrande hin immer längere Stiele bekommen. Diese sogenannten „Tentakeln" sind reizbar und krümmungsfähig; jedes Drüsenköpfchen scheidet ein wasserhelles, klebriges Tröpfchen ab, so daß die Blätter wie mit Tautropfen bedeckt erscheinen. Sobald kleine Insekten an diesen Tröpfchen hängen bleiben, krümmen sich nicht nur die dazu gehörigen Stiele, sondern auch die Nachbartentakeln, und zwar so, daß sie sich über das Tier neigen, dieses mit ihrem Sekret umhüllend und erstickend. Das Sekret wird nunmehr dünnflüssiger und enthält jetzt eine Säure und ein eiweißlösendes Enzym — vielleicht Pepsin — das in den Tierkörper eindringt, die Muskulatur und anderes auflöst und so eine Nährflüssigkeit erzeugt, die schließlich von bestimmten Zellen des Blattes aufgenommen wird. Die Tentakeln nehmen nun wieder ihre alte Lage ein und, nachdem die unverdau-

Abb. 323. Drei tierfangende Pflanzen. Im Vordergrunde: die Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula, Nordamerika). Hinten das Fettkraut (Pinguicula), in der Mitte der rundblättrige Sonnentau (Drosera) unserer deutschen Moore.

lichen Reste des Tieres vielleicht gar vom Winde fortgeweht sind, ist das Blatt wieder fangbereit. Aus zahlreichen Versuchen, die von Darwin und anderen angestellt wurden, hat sich ergeben, daß man Reizung und Krümmung der Tentakeln sowie Verdauungserscheinungen auch durch tote Stoffe erzielen kann, wie z. B. durch ein Stückchen Fleisch, Eiweiß, durch Mehlklümpchen und dergleichen. Dabei hat sich gezeigt, daß besonders stickstoff- und phosphorhaltige Nahrungsmittel reizend wirken, Kohlehydrate und Fette, die nur aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehen, dagegen nicht. Darwin hat durch besondere Versuche unter anderem auch gezeigt, daß die Tiernahrung für die Entwicklung der Sonnentaupflänzchen, sobald der Untergrund nährstoffarm ist, von erheblicher Bedeutung werden kann, insofern Blüten- und Fruchtbildung dadurch begünstigt wird. Es ist bestimmt kein Zufall, daß gerade eine Anzahl von Pflanzen der oft nährstoffarmen Moore (Hochmoore!), wie auch die nächsten Beispiele zeigen, Insektenfänger sind.

Eine dieser Pflanzenarten ist das Fettkraut (Pinguicula, Abb. 323) unserer Moore. Tentakeln fehlen ihm, aber die mit Drüsen besetzten Blätter rollen ihre Ränder nach oben ein und umhüllen auf diese Weise festgeklebte kleine Insekten. Dadurch bildet diese Pflanze den Übergang zu der Gruppe der „Schließfänger", für welche das Hauptbeispiel die nordamerikanische Fliegenfalle (Dionaea muscipula, Abb. 323) ist. Dieses auf den Mooren von Nord- und Süd-Karolina wachsende Sonnentaugewächs besitzt keine Klebtentakeln, sondern an ihrer Stelle am Blattrande schrägstehende, starre, nicht reizbare Borsten. Auf der Blattfläche stehen jedoch rechts und links je drei winzige Sinneshärchen. Wird eines derselben berührt, so klappt das Blatt, je nach der Temperatur verschieden schnell, seine beiden Hälften zusammen. Auf diese Weise werden Insekten gefangen und durch einen gleich darauf ausgeschiedenen Verdauungssaft verdaut.

Abb. 324. Der Wasserschlauch (Utricularia) mit Fangbläschen.

Eine dritte Gruppe von Tierfängern bezeichnet man als „Schlauchfänger". Auch hierfür bietet unsere Flora Beispiele in Gestalt der Wasserschlauchgewächse (Utricularia, Abb. 324). Die feinzerteilten Blätter dieser untergetaucht wachsenden Wasserpflanzen, die nur ihren Blütenstand über die Wasseroberfläche erheben, ist mit blasenförmigen Anhängen, die bis zu Erbsengröße erreichen, versehen. Eine leicht nach innen bewegliche Klappe, die durch ihre Elastizität immer wieder zurückschnellt, verschließt die von Leitborsten umgebene Öffnung. Gegen die Klappe schwimmende Wasserflöhe (Daphnien) oder Hüpferlinge (Cyclops) gelangen so mit Leichtigkeit in die Blase hinein, und man nimmt an, daß die durch Verwesung der abgestorbenen Tiere entstandene Nährlösung von der Blasenwand aufgenommen wird. Bemerkenswert ist das Beispiel deswegen, weil hier zur Abwechslung einmal Krebstierchen — statt der Insekten — zum Opfer der Raubpflanze werden. — Von fremdländischen Schlauchfängern sind die tropischen Kannenpflanzen die bekanntesten. Ihre Blattstiele sind unter der kleinen, oft deckelartigen Blattfläche zu einem krugförmigen Behälter umgeformt, der am Grunde Wasser enthält. In

der Regel machen sich diese Kannen durch lebhafte Farben bemerkbar, und an ihrem Eingange wird Nektar abgesondert, so daß Insekten herbeigelockt werden. Gelangen aber die Tiere durch Überschreitung der Honigzone etwas tiefer in die Kanne, so so finden sie auf der nun folgenden spiegelblanken Fläche so wenig Halt, daß viele in das Wasser hineinfallen und darin ertrinken. Zahlreiche kleine, halbkugelige Drüsen bilden ein eiweißlösendes Enzym, wie man durch Versuche festgestellt hat, so daß hier an der verdauenden Wirkung der Kannen nicht zu zweifeln ist. — Von anderen

Abb. 325. Sarracenia purpurea, ein nordamerikanischer Tierfänger.

Schlauchfängern sei nur noch eine Gruppe nordamerikanischer Moorpflanzen, die Sarrazenien (Abb. 325), erwähnt. Sie sind mit schlauch- oder kannenförmigen Blättern versehen, die zu bodenständigen Rosetten vereinigt sind. Auch ihr Kannensekret wirkt verdauend.

e) Das Schmarotzertum.

Mit der Besprechung des Schmarotzertums betreten wir ein Gebiet von solcher Mannigfaltigkeit, daß eine besonders strenge Auswahl weniger Beispiele nötig ist, wenn wir uns nicht gar zu sehr in Einzelheiten verlieren wollen. Tiere und Pflanzen sind es, die, indem sie mehr oder weniger auf normalen Nahrungserwerb verzichten, sich dem Diebeshandwerk ergeben; und Tiere wie Pflanzen sind es, welche die Opfer dieser Schmarotzer werden.

Pflanzen als Schmarotzer. Unter den Pflanzen sind in erster Linie die Spaltpilze (Bakterien) zu nennen. Neben ganz selbständig sich ernährenden (autotrophen) Arten und solchen, die sich von toten und zerfallenden Tier- und

Pflanzenresten „saprophytisch" nähren, treten unter ihnen auch zahlreiche Schmarotzer oder Parasiten auf. Die Bedeutung der Bakterien als Krankheitserreger bei Menschen und Tieren ist so bekannt, daß wir an dieser Stelle darüber mit einer kurzen Bemerkung hinweggehen können, um so mehr als an anderer Stelle dieses Werkes darauf näher eingegangen wird. Ihnen schließen sich die Pilze an, die für den Menschen- und Tierkörper jedoch an Bedeutung weit hinter den Bakterien zurückstehen, da nur verhältnismäßig wenige Erkrankungen durch sie hervorgerufen werden. Genannt sei der Soorpilz im Munde der Kinder, die durch Strahlenpilze (Actinomyces) hervorgerufenen Erkrankungen, der Kopfgrind, die Rasierflechte, die Krebspest und die Seidenraupenkrankheit.

Abb. 326. Orobanche crenata, auf der Saubohne schmarotzend.

Aber auch manche höheren Pflanzen sind von der Höhe ihrer autotrophen Ernährung zum Schmarotzertum herabgestiegen. Diese höheren Schmarotzerpflanzen zeichnen sich im Falle der höchsten Anpassung an die neue Ernährungsweise durch völliges Fehlen des Chlorophylls und durch Rückbildung der Blattflächen aus. Als Beispiel aus der heimischen Flora seien die Schuppenwurz (Lathraea), die auf Wurzeln der Erle, des Hasels usw. schmarotzt, und die verschiedenen Arten der Sommerwurz (Orobanche) genannt (Abb. 326). Beide Arten treten durch besondere Saugwurzeln (Haustorien) mit den Wurzeln ihrer Wirte in Verbindung und entnehmen alle Nahrung diesen Wirtspflanzen. Von den zahlreichen tropischen Gewächsen mit ähnlicher Lebensweise sei nur die berühmte Rafflesia Arnoldi (Tafel XXVI) erwähnt, die aus oberflächlich verlaufenden Lianenwurzeln der Urwälder Sumatras hervorsprießt und sich durch eine Blüte auszeichnet, die geöffnet einen Durchmesser von einem Meter hat. Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Schmarotzern senken die Arten der Gattung Cuscuta, nämlich die Kleeseide, Flachsseide usw. ihre Haustorien in oberirdische Teile ihrer Wirtspflanzen ein, während sie ihre blattlosen Stengel um den Stengel des Wirtes sich emporwinden lassen. In frühester Jugend haben die in der Erde gekeimten und mit Wurzel versehenen Kuskutapflänzchen noch Chlorophyll. Erst wenn sie infolge ihrer kreisenden Suchbewegung eine geeignete Wirtspflanze gefunden haben, verlieren die Stengelchen ihr Chlorophyll, die Wurzel stirbt ab, und die Pflanze ist nunmehr vollständig von ihrem Wirte (Klee, Flachs, Hopfen usw.) abhängig.

Außer den Vollschmarotzern, welche alle Nahrung dem Wirte entnehmen, gibt es nun aber auch noch Halbschmarotzer. Ein bekannter Vertreter derselben ist die Mistel (Abb. 327), die bei uns auf den Zweigen von Pappeln und Obstbäumen, aber auch auf Nadelhölzern wächst. Das wohlentwickelte Chlorophyll

Abb. 327. Bäume mit Mistelbüschen im Winter.

ihrer Blätter ermöglicht ihr eine ausgiebige Kohlendioxyd-Assimilation, so daß der Wirtspflanze also nur Wasser und Salze entnommen zu werden brauchen. Auch der Wachtelweizen (Melampyrum), die Augentrostarten (Euphrasia), der Klappertopf (Alectorolophus) sind Halbschmarotzer, aber wieder von anderer Art. Sie treten unterirdisch mit den Wurzeln anderer Pflanzen, z. B. von Gräsern, in Verbindung. Da auch sie Chlorophyll besitzen, so müssen sie in erster Linie der Wirtspflanze Nährsalze entziehen. Doch deutet die hellgrüne Farbe ihrer Blätter vielfach auf eine gewisse Armut an Chlorophyll hin. Interessant ist nun, daß Euphrasia und Melampyrum in Ermanglung geeigneter Wirtspflanzen sich auch völlig selbständig ernähren können, und daß sie, wenn auch in schwächlicheren Exemplaren, zum Blühen und zur Samenbildung gelangen. Solche Beispiele können uns also die allmähliche Entstehung des Parasitismus sehr gut veranschaulichen.

Tiere als Schmarotzer. Auch bei den Tieren wollen wir mit den Einzelligen beginnen, unter denen die Amöben, die Sporentiere, die Geißelträger und die Infusorien am Schmarotzertum beteiligt sind. Von Amöben seien die Darmamöben genannt, von denen eine Art (Entamoeba dysenteriae, Abb. 328) eine Form der Ruhr, die Amöbenruhr, erzeugt. Auch von Infusorien findet sich eine Reihe von Arten im Tierkörper und im Menschen. Als Beispiel sei die im Froschdarm lebende Opalina ranarum genannt. Eine besondere Gruppe, die Sauginfusorien, besitzt statt der Wimpern feine Saugröhrchen, mit denen andere Infusorien ausgesogen werden. Die wichtigsten Schmarotzer aber liefern die Geißelträger und die Sporentiere (Sporozoen). Zu den ersteren gehören vor allem die

Die Riesenblume Rafflesia, auf oberirdisch verlaufenden Wurzeln schmarotzend.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

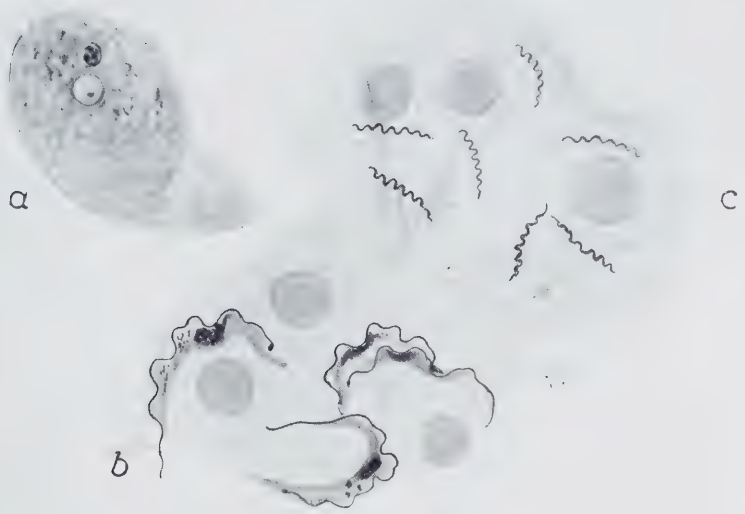


Abb. 328. Urtiere als Schmarotzer. a der Erreger der Amöbenruhr (Entamoeba dysenteriae) mit ausgestrecktem Scheinfüßchen. b der Erreger der Schlafkrankheit (Trypanosoma gambiense) im Blut. c der Syphiliserreger (Spirochaete pallida) im Blut.

als gefährliche Blutparasiten auftretenden Trypanosomen (Abb. 328), die durch den Stich von Fliegen aus der Gattung Glossina übertragen werden und verschiedene schwere Erkrankungen, z. B. die Schlafkrankheit des Menschen und die Nagana-krankheit der Huftiere, hervorrufen. Auch die Spirochäten (Abb. 328), zu denen der Syphiliserreger gehört, rechnen manche Forscher zu den Geißelträgern. Die Sporentiere sind eine rein parasitische Protozoengruppe, von denen wir hier nur die in wirbellosen Tieren, z. B. Insekten und Würmern, lebenden Gregarinen nennen, sowie die durch Fiebermücken (Anopheles) übertragenen Erreger der Malaria (Plasmodium).

Besonders verbreitet ist das Schmarotzertum bei den Würmern. Schon die Blut-egel kann man als zeitweilige Parasiten bezeichnen. Die Rundwürmer haben eine große Zahl von Dauerschmarotzern ausgebildet. So leben im Darm die Spulwürmer (Ascaris), die Madenwürmer (Oxyuris), die Hakenwürmer (Ancylostomum); Hautgeschwüre erzeugt der Medinawurm (Filaria) und als Muskelschmarotzer ist die Trichine (Trichinella) bekannt. Von den zahlreichen Pflanzenschädlingen aus der Gruppe der Rundwürmer seien die Weizenälchen (Tylenchus) und das Rüben-älchen (Heterodera) genannt. Zu den Plattwürmern gehören die zahllosen Band-wurmarten, von denen mehrere auch den Menschen schädigen, während die Saug-würmer auf den Tierkörper beschränkt sind, so z. B. der Leberegel (Fasciola) des Schafes.

Auch die Zahl der parasitischen Gliederfüßer ist recht ansehnlich. Da finden wir zunächst eine große Zahl von Krebsen, die auf anderen Wassertieren, vor allem auf Fischen und höheren Krebsen schmarotzen; es seien nur die Fischasseln, Fisch-läuse und Wurzelkrebse genannt. Unter den Spinnen gehören hierher vor allem

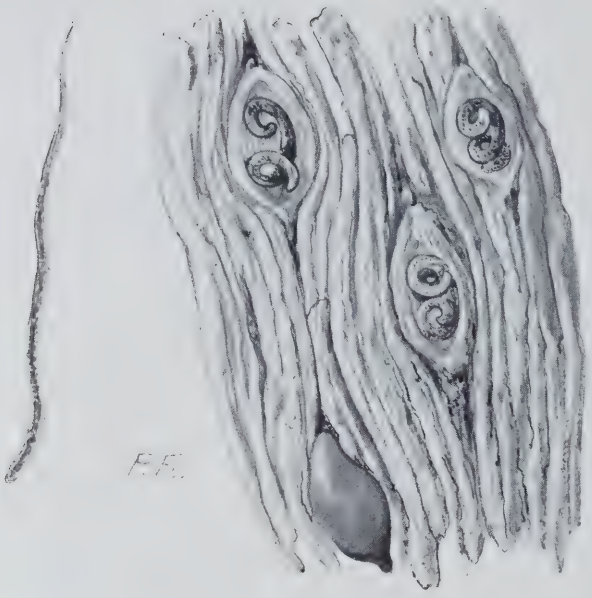


Abb. 329. Trichinen im Muskelfleisch, unten eingekapselt. Links eine Darmtrichine.

zahlreiche Milben, wie die Krätzmilben, Haarbalgmilben und Holzböcke, außerdem die wurmähnlich umgestalteten „Zungenwürmer" (Pentastomum). Von Insekten sind die Larven der Schlupfwespen und Raupenfliegen, die Tierläuse, die Pflanzenläuse, die Federlinge, viele Wanzen, wie z. B. die Bettwanze, die Flöhe und die Larven der Bremen oder Biesfliegen zu nennen. Als zeitweilige Schmarotzer kann man sodann auch noch alle blutsaugenden Fliegen und Mücken bezeichnen.

Bei den höheren Tierkreisen wird die parasitische Lebensweise immer seltener. So kennt man von parasitischen Weichtieren nur einige Schnecken, die im Darm von Seewalzen leben, und unter den Wirbeltieren kommen nur die tiefstehenden Rundmäuler in Betracht, von denen die Schleimfische (Myxine) echte Schmarotzer in der Leibeshöhle höherer Fische sind, während die Neunaugen sich mittels ihres Saugmundes wenigstens gelegentlich in die Muskulatur von Fischen hineinfressen. Unter den Säugetieren nehmen nur noch gewisse südamerikanische Fledermäuse — fälschlich „Vampire" genannt — einen Anlauf zum Parasitismus, indem sie zu Blutsaugern an Warmblütern geworden sind.

An diese kurze Übersicht über das Vorkommen des Schmarotzertums in den einzelnen Tiergruppen sei nun noch eine etwas eingehendere Besprechung solcher Beispiele angeschlossen, welche geeignet sind, einige für das Schmarotzertum bezeichnende Erscheinungen zu erläutern. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die Zahl der Parasiten einer einzelnen Tierart oft sehr groß ist. So kennt man gegen 50 Schmarotzer des Haushundes und über 100 Schmarotzer des Menschen, nämlich gegen 25 Urtiere, etwa 25 Gliederfüßer und gegen 70 Würmer. Sehr groß ist auch oft die Zahl der Schmarotzerarten und Schmarotzerindividuen in einem einzelnen Wirbeltiere. Ein bezeichnendes Beispiel dafür lieferte ein zweijähriges Pferd, in welchem man bei der Sektion fand: über 500 Spulwürmer, 190 Madenwürmer, mehrere Millionen Palissadenwürmer, 214 Stück des bewaffneten Palissadenwurms (Sclerostomum), 69 Bandwürmer, 287 Fadenwürmer und 6 Finnen. Des weiteren ist hervorzuheben, daß die Schmarotzer stets eine gewisse, oft sehr starke Spezialisierung in bezug auf bestimmte Wirtsarten aufweisen, so daß sie in anderen als den normalen Wirten im allgemeinen kein Fortkommen finden. Das ist zu einem guten Teile sicherlich darin begründet, daß jede Organismenart ihre spezifischen Stoff-

wechseleigentümlichkeiten, also einen ganz bestimmten „chemischen Haushalt" besitzt, der nicht jedem Schmarotzer in gleicher Weise zusagt.

Eine sehr lehrreiche Erscheinung ist der gelegentliche Parasitismus, weil er ein Licht darauf wirft, wie das Schmarotzertum sich zu entwickeln vermochte. Dafür ein einziges Beispiel! Schmeißfliegen (Sarcophaga) legen normalerweise ihre Eier an Fleisch und tote Tiere, so daß die Larven beim Ausschlüpfen in der Muskulatur reichliche Nahrung finden. Gar nicht selten aber benutzen sie zur Eiablage auch Wundflächen oder selbst natürliche Körperöffnungen lebender Tiere oder des Menschen und rufen dann durch ihr Eindringen in die Haut und die Muskulatur schmerzhafte Entzündungen hervor.

Die Fälle des regelmäßigen Wechsels von Parasitismus und Freileben der Larven und der ausgebildeten Tiere, wie wir ihn bei so manchen Insekten finden, schließen sich ohne weiteres an dieses Verhalten an. Bekannte Beispiele dafür liefern die Schlupfwespen und ihre Verwandten, wenn sie ihre Eier in Raupen und andere lebende Insekten legen, die ebenso lebenden Raupenfliegen, sowie die in Warmblütern schmarotzenden Bremen oder Biesfliegen. Die Bremen sind auch ein gutes Beispiel dafür, wie mannigfaltig nächstverwandte Tierarten sich spezialisieren können. So leben die Larven der Dasselfliegen in der Rückenhaut der Rinder, des Rotwildes und der Rentiere, die der Schafbiesfliege in den Stirnhöhlen der Schafe, die der Pferdemagenbreme im Pferdemagen usw. (Abb. 330).

Innenparasiten sind gewiß häufig auch aus Außenparasiten hervorgegangen. Darauf weisen Fälle hin wie der folgende. Eine Gruppe parasitischer Saugwürmer bilden die mit einem Kranz von Saugnäpfen versehenen Polystomeen. Sie leben im allgemeinen als Hautparasiten auf Fischen, Schildkröten und Amphibien, an die sie sich ansaugen. Einige von ihnen wandern von der äußeren Haut auch in die Kiemenhöhle, die Mundhöhle und den Enddarm ein. Die bekannteste Art aber, Polystomum integerrimum, ein Schmarotzer unserer Frösche, der bei den Kaulquappen sich in der Kiemenhöhle findet, flüchtet sich, sobald sein Wirt von der Kiemenatmung zur Lungenatmung übergeht, durch den Darm in die Harnblase.

Überaus zahlreich sind die Anpassungen der Schmarotzer an ihre besondere Lebensweise. So besitzen die blutsaugenden Außenschmarotzer Stech-, Schneide- und Saugapparate zur Erbohrung des Blutes, und nicht selten wird dabei die Gerinnung des Blutes durch besondere chemische Eigenschaften des Speichels ver-

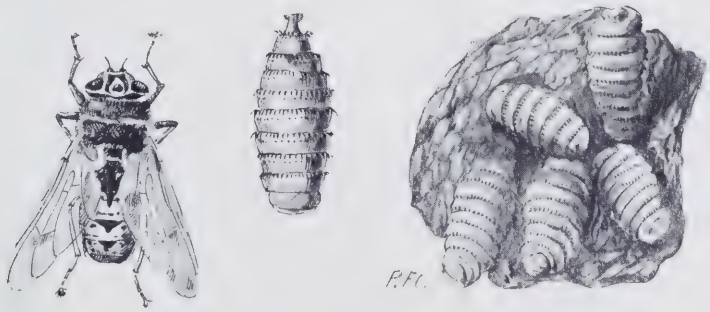


Abb. 330. Die Pferdebreme (Gastrus equi) nebst einzelner Larve und 5 Larven an der Magenwand des Pferdes.

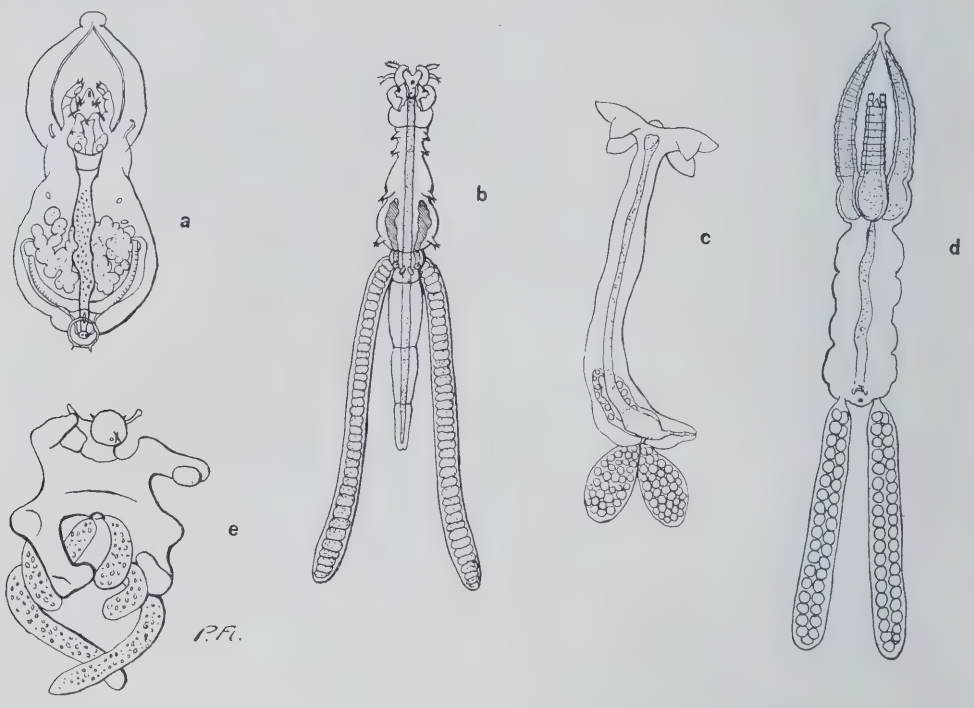


Abb. 331. Zu Paraſiten umgeſtaltete Spaltfußkrebſe (Copepoden).
a Achtheres, b Lamproglena, c Lernaeocera, d Tracheliastes, e Diocus.

hindert. Die ſtarke Dehnbarkeit des Darmkanals bei ſolchen Tieren, welche ſich bei günſtiger Gelegenheit für längere Zeit mit Nahrung verſorgen, wie die Blutegel, iſt unter Umſtänden eine wichtige Ergänzung dazu. Daß die Außenparaſiten Klammer- und Haftapparate in Geſtalt von Krallen, Saugnäpfen u. a. entwickeln, und bisweilen auch die Eier an den Haaren oder Federn des Wirtes befeſtigen, wie die Läuſe und Federlinge, gehört ebenfalls zu ihren beſonderen Anpaſſungen. Handelt es ſich hierbei um die Ausbildung charakteriſtiſcher Organe und Eigenſchaften, ſo ſchwindet auf der anderen Seite auch manche Einrichtung, die dem freilebenden Tiere lebensnotwendig iſt. So finden wir bei den dauernden Außenparaſiten oft die Sinnes- und Bewegungsorgane des erwachſenen Tieres mehr oder weniger rückgebildet, während das jugendliche Tier natürlich, um ſeinen Wirt aufſuchen zu können, auf dieſe Organe noch nicht verzichten kann. Oft ſieht man es dann dem fertigen Tiere gar nicht mehr an, zu welcher Tiergruppe es gehört. Unſere Abb. 331 ſtellt fünf Arten von Spaltfußkrebſen dar, welche an Fiſchen uſw. ſchmarotzen. Das einzige, was im äußeren Anblick allenfalls noch an ihre Herkunft erinnert, ſind die beiden Eierſäcke bzw. -ſchnüre, die wir in ähnlicher Weiſe ja auch bei den freilebenden Arten, z.B. den bekannten Hüpferlingen (Cyclops) finden. Noch weiter aber geht die Umbildung bei den ſchon früher erwähnten Wurzelkrebſen (Sacculina), die an der Unterſeite des Hinterleibes von Taſchenkrebſen ſchmarotzen und einen unförmlichen Sack ohne Sinnes- und Bewegungsorgane darſtellen (Abb. 103), der lange wurzelartige Saugröhren in ſeinen Wirt hinein-

sendet. In solchen Fällen kann nur die freilebende Larvenform uns über die Zugehörigkeit des Schmarotzers belehren, eine Larvenform, die sowohl bei jenen Spaltfußkrebsen, wie auch bei den Wurzelkrebsen ein echter Krebsnauplius mit wohlentwickelten Sinnes- und Bewegungswerkzeugen ist. Auch viele Innenschmarotzer weisen neben positiven Anpassungen mancherlei Rückbildungen auf. Als Beispiel dafür mögen uns die Bandwürmer dienen. Positive Anpassungen sind zunächst die am verdickten Vorderende des Tieres befindlichen Saugnäpfe, zu denen bei manchen Arten auch noch ein Hakenkranz kommen kann, Einrichtungen, die zur Verankerung des Tieres an der Darmwand dienen. Sinnesorgane dagegen, mit Ausnahme von Tastpapillen, fehlen. Selbst Mund und Darm fehlen, und eine für Tiere ganz absonderliche Ernährung durch die Haut hindurch hat ausgebildet werden können, weil der Wurm ja stets von Nährflüssigkeit umspült ist. Im Zusammenhang damit ist die Haut zart und durchlässig, was im Schutze der Darmhöhle sich offenbar ermöglichen ließ.

Große Schwierigkeiten haben die Schmarotzer bei der Erhaltung der Art durch Nachkommenschaft zu überwinden. Da das Leben des Wirtstieres begrenzt ist, oft ja auch durch den Schmarotzer bis zum Dahinsiechen geschädigt wird, genügt es nicht etwa, daß die erzeugten Keime neben dem elterlichen Organismus zur Entwicklung gelangen. Sie müssen vielmehr früher oder später Gelegenheit zur Überwanderung in andere Individuen finden. Die starke Unsicherheit des Weges dafür, die geringe Wahrscheinlichkeit, daß das Ziel auch wirklich erreicht wird, hat nun zunächst zu einer ganz außerordentlich starken Erzeugung von Keimen geführt, und zwar finden wir nicht nur die geschlechtliche Fortpflanzung, sondern oft auch die ungeschlechtliche in den Dienst der Verbreitung gestellt. Hier bieten wieder die Bandwürmer treffliche Beispiele. Der bewaffnete Bandwurm (Taenia solium, Abb. 332) des Menschen z. B. erzeugt mittels eines das ganze Leben des Tieres andauernden Sprossungsvorganges hinter dem „Kopfe", den wir schon als Haftorgan kennen lernten, fortwährend neue, jugendliche Glieder, die zum Ersatze der am Hinterende des Tieres sich ablösenden reifen Glieder (Proglottiden) dienen, so daß die Zahl der Glieder des 3—$3^1/_2$ m langen erwachsenen Wurmes sich dauernd auf etwa 800 bis 900 beläuft. Diese ungeschlechtliche Vermehrung aber ist nichts weiter als eine kleine Unterstützung der geschlechtlichen Fortpflanzung, deren quantitative Bedeutung uns klar wird, wenn wir hören, daß 20000 bis 30000 Eier in jedem reifen Gliede zu finden sind. Was nun den Weg, den die Bandwurmkeime einschlagen, betrifft, so dürfte allgemein bekannt sein, daß die reifen Glieder den Darm verlassen und meistens zerfallen, um die durch eine widerstandsfähige Schale geschützten Eier durch Wind und Regenwasser verstreuen zu lassen, bis ein Zufall sie mit der Nahrung in den Magen eines neuen Wirtes, des Schweines, führt. Hier entschlüpft dem Ei eine winzige Larve, die mit sechs scharfen Häkchen sich durch die Darmwand bohrt und in das Blut, und von dort in die Muskulatur einwandert. Heranwachsend wird sie nach Verlust der Haken zu einer etwa bohnengroßen Blase, der „Finne", die durch einen merkwürdigen Sprossungsvorgang innen einen neuen Bandwurmkopf bildet. In diesem Zustand harrt das Tier nun des neuen Wirtes, also eines Menschen, der das Schweinefleisch genießt, ohne daß die Finne durch Kochen usw. abgetötet wurde. Gleichgültig, ob nun die

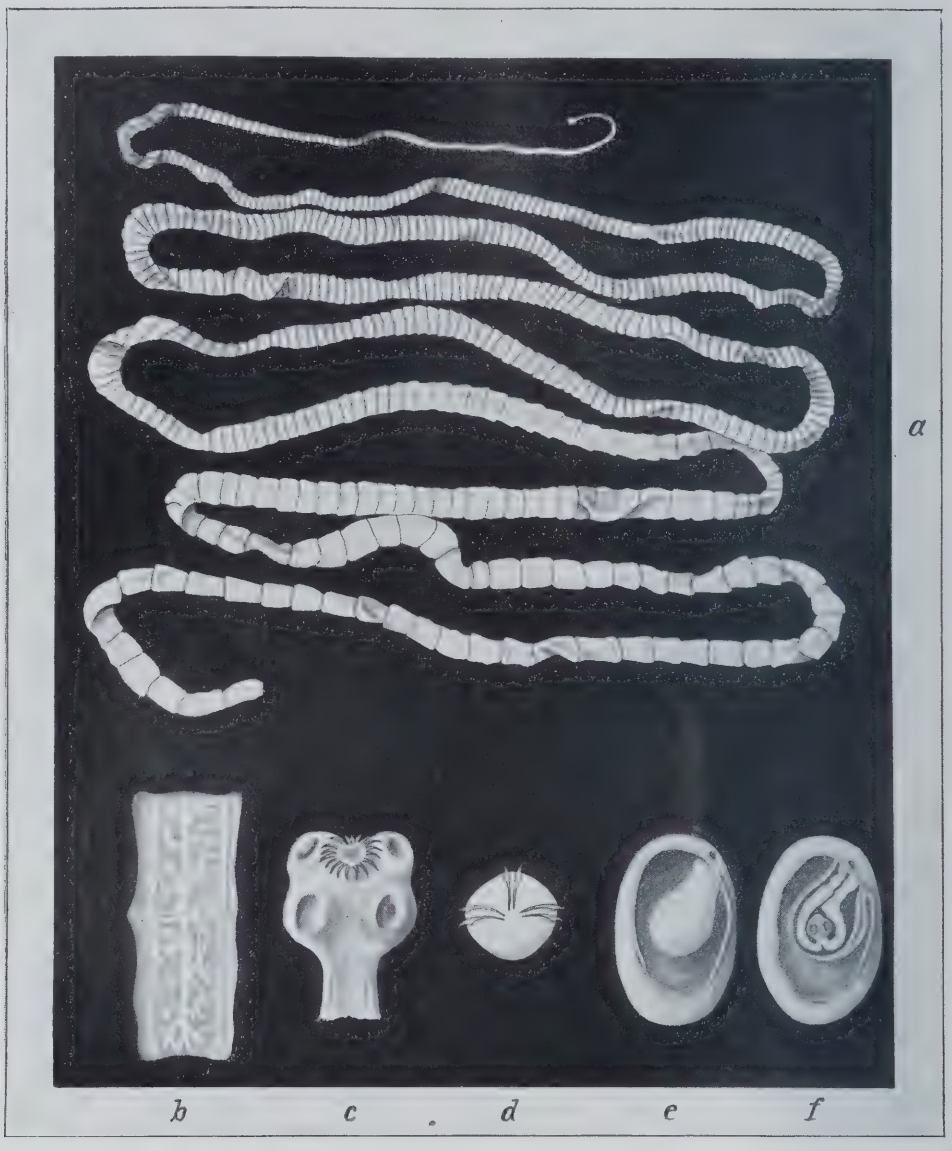


Abb. 332. Der bewaffnete Bandwurm (nach Doflein u. Pfurtscheller).
a vorderer Teil des Wurmes, etwas verkleinert, b reifes Glied, c Kopf, d Larve, e und f Finnen.

Finnenblase verdaut oder ob sie bei der Herstellung von Hackfleisch zerstört wurde, es genügt der winzige Bandwurmkopf, der vielleicht im Hackfleisch dem Hackmesser entgangen ist, um im Dünndarm in 11 bis 12 Wochen zu einem Wurm heranzuwachsen, der mit der Loslösung der Glieder beginnt. Damit ist der Lebenskreislauf dieser Bandwurmart geschlossen, und entsprechend verhalten sich alle anderen Arten. Ein Wirtswechsel ist es also, wodurch dieser Kreislauf gesichert wird, soweit eine Sicherung in der lebenden Natur überhaupt möglich ist. Dazu ist nötig, daß das eine Lebewesen, der Hauptwirt, ein „Fleischfresser" ist, während als „Zwischenwirt"

jedes Tier geeignet ist, das dem Hauptwirt als Nahrung dient und dessen Lebensweise einer gelegentlichen Aufnahme von Bandwurmeiern günstig ist.

Auf die Bedeutung der hohen Keimzahl für die Erhaltung der Art wurde schon hingewiesen. Doch sei noch erwähnt, daß der ebenfalls im Menschen vorkommende hakenlose Bandwurm (Taenia saginata), dessen Finnenzustand im Rinde lebt, gar 7 bis 8 m lang wird und bis zu 1300 Glieder erzeugt, sowie, daß man vom breiten Grubenkopf (Bothriocephalus latus), dessen Finne sich in Fischen wie Hecht und Barsch findet, im menschlichen Darm bis zu 12 m lange Exemplare mit annähernd 4000 Gliedern beobachtet hat. Während in diesen Fällen es die mit einer ungeheuren Gliederzahl multiplizierte Eiproduktion des einzelnen Gliedes ist, woraus sich die hohe Fruchtbarkeitsziffer ergibt, kommt auch noch der Fall vor, daß der Bandwurm selbst ein kleines Würmchen von 4 bis 5 mm Länge mit 3 bis 4 Gliedern und wenigen Eiern ist, während das zugehörige Finnenstadium die enorme Größe etwa eines menschlichen Kopfes erreichen kann und durch Ausbildung zahlloser Bandwurmköpfe den Hauptbeitrag zur Fruchtbarkeitsziffer übernommen hat. So ist es beim Hülsenbandwurm (Taenia echinococcus) des Hundes, dessen Finne in verschiedenen Haustieren (Rind, Schwein, Schaf, Pferd, Esel), meistens in der Leber, gelegentlich leider auch im Menschen, auftritt. Indem Hunderte oder Tausende von Bandwurmköpfen in der Finne entstehen, wird durch diese ungeschlechtliche Vermehrung des Finnenstadiums ausgeglichen, was dem kleinen Bandwurm, der übrigens im Darm zu Hunderten auftreten kann, an Fähigkeit zur Eiproduktion fehlt.

Bezüglich des Wirtswechsels der Bandwürmer sei noch kurz auf zwei Merkwürdigkeiten hingewiesen. Der häufigste Bandwurm des Hundes ist der 10—25 cm lange Gurkenkernbandwurm (Taenia cucumerina), so benannt nach der Form der reifen Glieder, seine Finne lebt in der Leibeshöhle des Hundeflohs (Ctenocephalus canis). Der zweite Fall ist fast noch merkwürdiger. Der Bandwurm Tetrarhynchus unionifactor lebt in Möwen des indischen Ozeans. Wenn die mit dem Kot der Möwen ins Meer gefallenen reifen Glieder zerfallen sind, können die Eier in die echte Perlmuschel gelangen, wo in der Mantelwand ein finnenartiges Vorstadium entsteht. Dieser Schmarotzer wird dann meistens, wie jeder andere Fremdkörper auch, durch feinste Schichten von Perlmuttersubstanz eingekapselt. Es sind die echten Perlen, die auf diese Weise entstehen, und die in ihrem Innern also eine abgetötete Bandwurmfinne enthalten. Finnen, die noch nicht abgetötet sind, können in gewisse muschelfressende Raubfische übergehen, um endlich im Möwendarm wieder zum Bandwurm zu werden.

Eine Fülle wunderbarer Tatsachen liefern uns, wie schon aus den vorstehenden Andeutungen hervorgeht, unter den Würmern allein schon die Bandwürmer. Wollten wir auch noch die Saugwürmer, zu denen der Leberegel der Schafe gehört, ferner die Rundwürmer mit ihren zahllosen Schmarotzern, von denen nur die Spulwürmer, Madenwürmer und Trichinen genannt seien, betrachten, so würden wir den zugemessenen Raum weit überschreiten müssen. Es dürfte aber auch nicht nötig sein, die Beispiele noch weiter zu häufen, wenn es sich nur darum handeln kann, dem Leser eine Vorstellung vom Parasitismus überhaupt zu vermitteln. Wir verlassen darum jetzt dieses Thema, um uns nun noch mit einer Anzahl von Beziehungen der Organismen zu beschäftigen, die unter dem Begriffe der „Lebensgemeinschaft" zusammengefaßt werden können.

C. Lebensgemeinschaft.

a) Lebensgemeinschaft von Tieren derselben Art.

Familie und Herde. Wenn wir von den höchststehenden Tieren ausgehen, so können wir die Familie als die nächstliegende Form der Lebensgemeinschaft bezeichnen. Sie setzt als Grundlage ein Zusammenhalten der beiden Geschlechter für längere Zeit, sowie eine hochentwickelte Brutpflegetätigkeit voraus und findet sich wohl nur bei Vögeln und Säugetieren. Größere, besonders polygame Familien, werden zu Herden, eine Entwicklung, die z. B. bei den Meerkatzen, Makaken, Pavianen u. a. zu beobachten ist. Eine Herde kann entweder den Charakter einer großen Familie mit einem einzigen, die Herrschaft ausübenden Männchen behalten, sie kann sich aber auch aus mehreren, mehr oder weniger scharf unterscheidbaren Familien zusammensetzen. Besonders im letzteren Falle kommt zum Geschlechtstrieb und Brutpflegeinstinkt als Bindemittel noch der Geselligkeitstrieb hinzu, dessen Bedeutung wohl zu einem guten Teile in den Vorteilen der gemeinsamen Verteidigung und des gemeinsamen Suchens von Futter und Wasser zu finden ist. Diese Herdenbildung kann man als „soziale Herde" von der ursprünglichen Familienherde unterscheiden. Soziale Herden sind es, die zu den ungeheuren Massenversammlungen von Huftieren in den Steppen Afrikas und Zentralasiens Anlaß geben. Die Vorbedingungen zu einer straffen Organisation sind naturgemäß in der Familienherde günstiger als in der sozialen Herde, denn Arbeitsteilung und Unterordnung unter die Autorität eines „Leittieres" können sich in der kleineren Gemeinschaft leichter entwickeln. Am vollkommensten erscheint die Organisation in den Herden und Trupps der Affen, wobei außer einem besonders starken, instinktiven Gemeinschaftsgefühl wohl auch das verhältnismäßig hochstehende Großhirnleben eine Rolle spielt. In den sozialen Herden treten nicht nur Männchen, sondern ebensooft auch ältere Weibchen als Leittiere auf, wobei sich allerdings in der Brunstzeit der Einfluß der Männchen stärker bemerkbar macht.

Herdenbildende Tiere bedürfen notwendigerweise der Erkennungs- und Verständigungsmittel. Bei der Erkennung der Zusammengehörigkeit spielt ohne Frage der Geruchssinn eine wichtige Rolle. So „wittern" die steppenbewohnenden Huftiere nicht nur Feinde und Futter, sondern nehmen auch gegenseitig sich und ihre Spuren wahr. Als Mittel zur Hinterlassung von Geruchsspuren können z. B. besondere Drüsen dienen, wie sie sich im Gesicht der Antilopen und Hirsche finden und deren Sekret beim Weiden vielleicht an den berührten Pflanzen zurückbleibt. Vor allem aber werden die zwischen den Hufen mündenden „Klauendrüsen" jedem Fußabdruck den Geruch seines Erzeugers verleihen. Bekannt ist ja auch, wie Hunde noch heute, trotz mehrtausendjähriger „Domestikation", den offenbar von wildlebenden Vorfahren ererbten Instinkt haben, an Bäumen, Steinen usw. durch Zurücklassung von Harn Spuren ihrer Anwesenheit zu erzeugen. Sicherlich werden von den die Spuren Beriechenden auch individuelle Unterschiede erkannt.

Daß der Gesichtssinn für die Erkennung ebenfalls wichtig ist, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Er dient aber außerdem auch der Verständigung. Be-

wegungen des Kopfes, der Ohren, des Schwanzes, der Gesichts- und Körpermuskulatur und dadurch des Haarkleides, bei Vögeln auch Schnabelbewegungen, sind wichtige Signale. So deuten Graugänse durch gewisse Kopfbewegungen die Absicht des Auffliegens an. Noch wichtiger aber sind als Verständigungsmittel geselliger Tiere die hervorgebrachten Töne und Laute. Lock- und Warnrufe der Vögel sind jedem Naturbeobachter bekannt. Daß daneben noch mancherlei anderes durch Laute zum Ausdruck gebracht wird, steht außer Zweifel, wenn auch bisher wenig Sicheres darüber bekannt ist. Vor allem gilt das auch für Säugetiere, wie Hunde und Affen. Wenn es auch wohl zu weit geht, von der „Sprache" der Tiere, z. B. der Affen, zu reden, weil wir mit dem Begriff der Sprache die Vorstellung einer höheren Entwicklung zu gegliederter Lautäußerung verbinden, so ist es doch sicher, daß Tiere oft über ein wohlausgebildetes Mitteilungsvermögen verfügen. Wenn es gelingt, Vögel wie Raben und Papageien menschliche Worte sprechen zu lehren, so ist das zunächst natürlich nur ein Beweis dafür, daß ihre lauterzeugenden Organe auf einer hohen Entwicklungsstufe stehen. Wenn dann aber gleichzeitig ein Dressieren auf menschliche Worte gelingt, so zeigt das, daß nicht nur diese Worte nach ihren Lauten unterschieden, sondern daß mit ihrer Vorstellung auch Vorstellungen von Tätigkeiten verknüpft werden können. Wenn aber solche Fähigkeiten vorhanden sind, so ist es eine selbstverständliche Folgerung, daß sie auch im natürlichen Zusammenleben solcher Tiere tatsächlich benutzt werden, wenn auch in einfacherer Weise als bei der künstlichen Steigerung der Leistungen durch Dressur. Vor allem gilt das natürlich auch für alle Säugetiere, die sich auf menschliche Worte weitgehend dressieren lassen. Von ihnen allen müssen wir von vornherein annehmen, daß sie auch ein natürliches Mitteilungsvermögen besitzen, welches aber durchaus nicht nur in Lautäußerungen zu bestehen braucht, sondern auch alle anderen absichtlichen Einwirkungen auf die Sinnesorgane der Artgenossen, also optische Signale und Geruchssignale, mit umfaßt.

Insektenstaaten. Wenn wir auf einer der letzten Seiten erklärten, daß die „Familie" nur bei höheren Tieren in die Erscheinung tritt, so müssen wir diesen Satz jetzt ein wenig einschränken, denn die bekannten „Staaten" der geselliglebenden Insekten, also der Wespen, Hummeln, Bienen, Ameisen und Termiten, sind, wie wir sehen werden, im Grunde auch erweiterte Familien. Das geht bei den nur einjährigen Hummel- und Wespenstaaten schon aus ihrer alljährlichen Neubildung hervor. Denn es ist z. B. bei den Hummeln ein befruchtetes und überwintertes Weibchen, die „Königin", das im Frühjahr mit der Begründung des neuen Staates beginnt, das die erste Zelle baut, um darin seine erste Nachkommenschaft großzuziehen, lauter sehr kleine Weibchen mit verkümmerten Eierstöcken, sonst aber der Königin im Körperbau gleich. Diese Hilfsweibchen übernehmen von nun ab den Zellenbau und die ganze Brutpflege, somit auch das Einsammeln der Nahrung, ja sogar die Fütterung der Königin, so daß für die jetzt im Bau verbleibende Königin nur noch das Eierlegen übrig bleibt. Im Verlaufe des Sommers treten dann im Zusammenhange mit den günstigeren Ernährungsverhältnissen, wie sie durch die zahlreichen Hilfsweibchen geschaffen sind, auch Weibchen auf, die sich in ihrer körperlichen Entwicklung der Königin nähern und von den jetzt gleichfalls erscheinenden, wahrscheinlich wie bei den Bienen aus unbefruchteten Eiern entstehenden

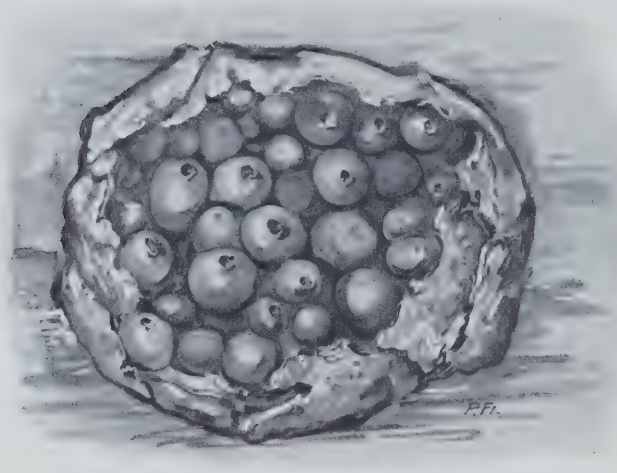


Abb. 333. Hummelneſt, geöffnet (nach Doflein).

Männchen im Fluge befruchtet werden. Sie ſind es, die dann als einzige Überlebende im Neſte oder in anderen Verſtecken überwintern, um jede für ſich im kommenden Frühling wieder einen neuen Staat zu begründen. In ganz entſprechender Weiſe vollzieht ſich auch die Begründung und Entwicklung des Weſpenſtaates, und damit iſt ſein Familiencharakter klar erwieſen, wenn auch hervorgehoben werden muß, daß die Männchen ſich, abgeſehen von dem „Hochzeitsfluge", an der Lebensgemeinſchaft nicht beteiligen. Bei den Bienen und beſonders den Ameiſen mit ihren vieljährigen Staaten kann die Zuſammenſetzung des „Volkes" allerdings eine mannigfaltigere werden. Bei unſerer Honigbiene iſt eine Neugründung des Staates ſeitens einer einzelnen Königin ſchon durch die ſtarke Spezialiſierung ihres Körperbaues und ihrer Inſtinkte unmöglich. So fehlen ihr z. B. die Apparate zum Einſammeln von Blütenſtaub, die „Bürſte" und das „Körbchen", ſowie die wichtigen Brutpflegeinſtinkte. Die Bienenkönigin iſt ſomit nur dann zur Erhaltung des Bienenvolkes fähig, wenn ſie von Tauſenden von „Arbeiterinnen" umgeben iſt. Dieſe Arbeiterinnen ſind, wie wir noch ſehen werden, anfangs ihre Geſchwiſter, ſpäter aber die Nachkommen der Königin. Und wenn es auch vorkommt, daß unter der Obhut und zielbewußten Einwirkung des Menſchen ein Bienenvolk, das vielleicht ſeine Königin verloren hat, eine fremde Königin annimmt, ſo ändert das doch nichts daran, daß auch im Bienenleben der „Staat" wieder nur eine erweiterte Familie iſt.

Der Ameiſenſtaat in ſeiner erſten Entwicklung erinnert wieder mehr an die Verhältniſſe bei Hummeln und Weſpen, denn auch hier iſt es ein einzelnes, außerhalb des Neſtes befruchtetes Weibchen, das den Ausgangspunkt bildet. Es kommt jedoch auch vor, daß ſich mehrere Weibchen zu dieſem Zwecke zuſammentun; auch Arbeiterinnen des alten Staates, aus dem die junge befruchtete Königin ſtammt, können ſich der letzteren anſchließen. Es gibt nun freilich Ameiſenarten, wie z. B. die Amazonenameiſen, welche gewiſſen anderen Arten die Puppen rauben, um die Hilfe der daraus entſchlüpften Hilfsameiſen oder „Sklaven" zu genießen. Dann entſtehen alſo „gemiſchte Staaten", deren Mitglieder zwei verſchiedenen Arten angehören. Aber, mag ſich der Ameiſenſtaat damit ſchließlich auch weit von der Familie entfernen, ſo bleibt doch ſeine Grundlage die gleiche wie bei den anderen bisher erwähnten geſelligen Inſekten.

Was ſchließlich die Termiten betrifft, ſo erfolgt die Gründung eines neuen Staates ſtets durch ein Paar von Tieren, ein Weibchen und ein Männchen, die ſich

gemeinsam eingraben, um dann zu kopulieren und Nachkommenschaft zu erzeugen. Dabei ist bemerkenswert, daß auch später im Termitenstaat neben dem Weibchen, dessen Hinterleib infolge der gewaltigen Entwicklung der Eierstöcke ganz unförmlich angeschwollen ist, sich stets das Männchen findet, wohl ein Zeichen dafür, daß auch später noch Befruchtung der massenhaft erzeugten Eier stattfindet. Auf jeden Fall zeigt die Begründungsweise, daß auch hier der Staat mit seiner oft in die Millionen gehenden Volkszahl eine gewaltige, erweiterte Familie ist.

Mit Rücksicht auf den zur Verfügung stehenden Raum muß auch hier eine starke Auswahl aus der Unsumme interessanter Erscheinungen im Leben der Insektenstaaten getroffen werden, und so sei zunächst über die wesentlichsten Züge ihrer Bautätigkeit vergleichend berichtet. Dabei sollen jedoch bei Hummeln, Bienen und Wespen nur die höchstentwickelten Gruppen betrachtet werden. Die Hummeln verfügen, ähnlich wie die Arbeitsbienen, über Wachsdrüsen, die aber an der Rückenseite des Hinterleibes liegen. Ihr Produkt, vermischt mit Baumharz, dient zum Bau der ersten, wenig kunstvollen Zelle, welche die Königin im Frühjahr, meistens in einer passenden Erdhöhle, zur Aufnahme der ersten Larvennahrung — Pollen und Honig — und der ersten Eier herstellt. Auch die späteren, von den Hilfsweibchen hergestellten Zellen haben den gleichen Ursprung, während als Behälter zur Honigspeicherung später die leeren Puppenkokons benutzt werden. Während es sich bei den Hummeln mit ihrer kleinen, höchstens einige Hundert betragenden Volkszahl nur um verhältnismäßig wenige Zellen (Abb. 333) handelt, sind die Honigbienen vorgeschritten zu einem regelmäßigen Wabenbau aus Wachs, das in Drüsen an der Unterseite des Hinterleibes der Arbeiterinnen gebildet wird (Abb. 334). Eine jede der senkrecht herunterhängenden Waben, deren viele, parallel angeordnet,

Abb. 334. Honigbiene, Wachsplättchen vom Hinterleib abnehmend (a), b Hinterbein mit einem Wachsplättchen, c vier Bienenzellen mit Ei, Larven und Puppe (nach Casteel).

Abb. 335. Nest der mittleren Wespe (Vespa media).

in Baumhöhlen, Bienenkörben und Bienenkästen eingebaut werden, besteht aus zwei Schichten sechseckiger Zellen (Abb. 334), die so allgemein bekannt sind, daß wir hier kaum näher darauf einzugehen brauchen. Wesentlich anders verfahren die höchststehenden Wespen, die Papierwespen (Abb. 335 u. 336), indem sie ihre Zellen aus gekauten Holzfasern verfertigen, die durch Speichel verkittet sind. Dazu kommt, daß die Waben nur eine Zellenschicht haben und horizontal, mit nach unten gekehrten Zellöffnungen, aufgehängt werden. Wo dann mehrere Waben übereinander angebracht werden, kommt stets noch eine aus mehreren „Papier"-Schichten bestehende Nesthülle hinzu, welche unten ein Flugloch freiläßt.

Weit mannigfaltiger ist die Bautätigkeit der Ameisen. Zellen und Waben fehlen vollständig, und in der Regel werden keine Produkte des Ameisenkörpers zur Nestanlage verwendet. Am verbreitetsten sind die „Erdnester". Sie stellen Labyrinthe von Hohlräumen — Kammern und Gängen — dar, welche von den Ameisen selbst gegraben sind. Oft sind sie noch von oberirdischen Erdbauten, z. B. bei unserer Gartenameise (Lasius niger), überwölbt oder werden von vornherein unter Steinen angelegt (Abb. 343). Erdnester mit darüber errichteten Haufen von Kiefern- und Tannennadeln, Blättern usw., wie z. B. unsere rotrückige Waldameise (Formica rufa) sie anlegt, nennt man „kombinierte Nester". In den Tropen finden sich Erdnester auch auf Bäumen; sie sind dann von Pflanzen, welche die Ameisen selbst aussäen, durchwachsen und durch sie gefestigt (sogenannte „Ameisengärten"). Eine andere Nestart sind die „Holznester", wie sie unsere Camponotus-Arten durch Ausnagen von Baumstämmen oder -stümpfen herstellen. Ihre Hersteller sind mit ganz besonders kräftigen Oberkiefern ausgestattet. Es gibt, besonders in den Tropen, auch Ameisenarten, welche auf eine eigentliche Bautätigkeit fast ganz verzichten, indem sie vorhandene Hohlräume in Pflanzenstengeln oder in Akaziendornen benutzen, zu denen sie sich einen Zugang durch Nagen eines Loches verschaffen. Hierher gehören die Bewohner der Stengel der südamerikanischen Arm-

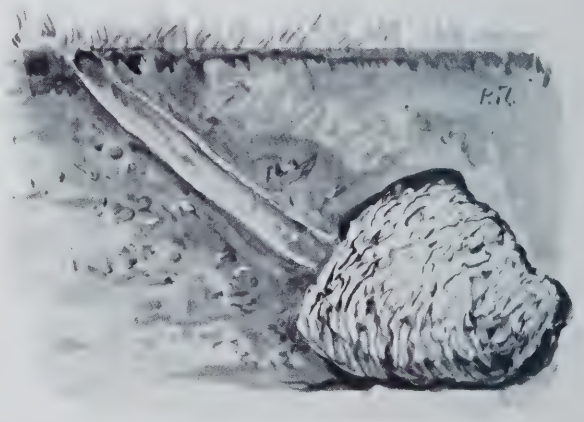


Abb. 336. Nest der deutschen Wespe (Vespa germanica).

leuchterbäume (Cecropia), von denen man eine Zeitlang glaubte, daß sie in engem Bündnis mit den betreffenden Ameisen lebten, damit diese sie gegen die noch zu erwähnenden Blattschneiderameisen schützten.

Manche Ameisen tragen zum Bau ihres Nestes durch ein von ihnen ausgeschiedenes Sekret bei. Unsere glänzendschwarze Waldameise (Lasius fuliginosus) ist ein Beispiel dafür. Sie verkittet Holzmehl und Sandkörnchen mit Hilfe des klebrigen Sekrets ihrer Oberkieferdrüsen und baut daraus z. B. in Höhlen unter den Wurzeln alter Bäume ein Labyrinth von Gängen und Kammern, das im Aussehen einem groben Schwamme gleicht. Dergleichen Nester, die man „Kartonnester" nennt, sind in den Tropen sehr häufig und erinnern dann oft durch ihre papierähnlichen Wände sowie eine ebensolche Hülle stark an Wespennester. Die merkwürdigsten Nester aber sind die „Gespinstnester", für welche die Bauten der ostindischen Weberameise (Oecophylla, Abb. 337) als Beispiel genannt seien. Diese Ameisen legen ihre Nester auf Holzgewächsen in Hohlräumen an, die von zusammengesponnenen Blättern gebildet werden.

Abb. 337. Nest der Weberameise (Oecophylla).

Es war lange Zeit rätselhaft, wie das Zusammenspinnen erfolgt, da die ausgebildeten Ameisen keine Spinndrüsen besitzen. Die genaue Beobachtung des Verfahrens der Ameisen bei der Ausbesserung der Nesthülle durch Doflein u. a. führte zu dem überraschenden Ergebnis, daß diese Tiere ihre eigenen, mit Spinndrüsen versehenen Larven, indem sie sie mit den Oberkiefern packen, zur Absonderung von Gespinstfäden veranlassen, und durch Hin- und Herbewegen der Larven die Blatträndern durch solche Fäden miteinander verkleben. Es liegt hier also der merkwürdige Fall vor, daß ein wirbelloses Tier einen Gegenstand seiner Umwelt geradezu als „Werkzeug" benutzt.

Die Nester der Termiten können oberirdisch oder unterirdisch angelegt sein. Auch Baumnester, wie bei manchen Ameisenarten, werden bisweilen hergestellt. Am bekanntesten sind die aus Erde, Lehm und Sand errichteten Hügelbauten, die aber meistens nur oberirdische Fortsetzungen unterirdischer Bauten darstellen. Die oberirdischen Teile solcher Nester haben manchmal ganz charakteristische Formen, die z. B. an Pilze erinnern können (Abb. 338 und 339). Die Größe, die sie

Abb. 338.

Abb. 339.

Zwei australische Termitennester, nach Saville-Kent (aus Escherich).

erreichen, entspricht der ungeheuren, oft in die Millionen gehenden Volkszahl. Meterhohe Termitenhügel sind häufige Erscheinungen, selbst Höhen von 10 bis 20 m hat man gemessen.

Nach diesem kurzen Überblick über die Bauten wenden wir uns einer vergleichenden Betrachtung ihrer Hersteller und Bewohner zu, um dabei unser Augenmerk hauptsächlich auf die Organisation dieser merkwürdigen Staatswesen zu richten. Das charakteristische Merkmal dieser Organisation ist eine zum Teil hochgradige Arbeitsteilung, und in fast allen Fällen hat diese Arbeitsteilung zur Ausbildung körperlich verschiedener „Kasten" geführt. Die Vorstufe zu einer solchen Kastenbildung beobachten wir bei den Hummeln, wo die ersten, von der überwinterten Königin erzeugten Tiere (Weibchen) infolge knapper Ernährung im Larvenstadium sich von der Königin durch auffallende Kleinheit und Verkümmerung der Eierstöcke unterscheiden, während im übrigen diese „Hilfsweibchen" der Königin gleichen. Auch sind sie unter Umständen fortpflanzungsfähig, freilich, weil unbefruchtet, nur parthenogenetisch. Später, wenn die Ernährung der Larven durch die zunehmende Zahl der die Brut betreuenden Hilfsweibchen immer besser wird, nimmt auch die körperliche Ausbildung zu, bis schließlich die vollausgebildeten Stammütter der nächstjährigen Hummelstaaten sowie zu ihrer Befruchtung dienende Männchen erzeugt werden. Ähnlich liegen die Dinge bei den Wespen, deren Hilfsweibchen ebenfalls der Königin gleichen und die Fähigkeit der parthenogenetischen Fortpflanzung besitzen. Einen bedeutenden Schritt weiter geht die Honigbiene nebst ihren Verwandten, indem statt der Hilfsweibchen hier eine besondere, durch ab-

Abb. 340. Die drei „Kasten" der Honigbiene: Königin (Mitte), Arbeitsbiene (rechts), Drohne (links).

weichende Organisation ausgezeichnete „Kaste", die der „Arbeiterinnen", auftritt (Abb. 340). Hervorgerufen werden die abweichenden Eigenschaften allerdings auch hier durch abweichende Ernährung, und aus den gleichen befruchteten Eiern gehen in den tonnenförmigen Königin- oder Weiselzellen — bei entsprechender guter Ernährung durch die Arbeiterinnen — Königinnen hervor, oder in den weit kleineren, sechseckigen Zellen infolge anderer Nahrung: Arbeiterinnen; letztere, wie schon früher erwähnt, mit Sammelapparaten (Körbchen und Bürste, aber meistens unfähig zum Eierlegen.

Bei den Ameisen ist die ständische Gliederung des Staates vielfach noch weiter fortgeschritten, als bei den Bienen. Übereinstimmend mit den Bienen bringen sie zunächst wieder zwei verschiedene Weibchenformen hervor, die Königinnen und die Arbeiterinnen (Abb. 341). Letztere sind meist kleiner und zur Fortpflanzung unfähig; aber sie haben, ähnlich den Arbeitsbienen, meist körperliche Besonderheiten und vor allem übertreffen sie die Königinnen durch die größere Mannigfaltigkeit ihrer Fähigkeiten, was sich auch in einer stärkeren Entwicklung ihres Gehirnes ausspricht. Die periodisch zu gewissen Zeiten im Jahre auftretenden Männchen sind meist schlanker und kleiner als die Königin. In der Regel sind sie geflügelt, wie auch meistens die Königinnen, während die Arbeiterinnen ungeflügelt sind. Der Fortschritt in der sozialen Gliederung des Ameisenstaates gegenüber den Bienen liegt nun darin, daß auch die Arbeiterinnen noch wieder weitgehend verschiedene

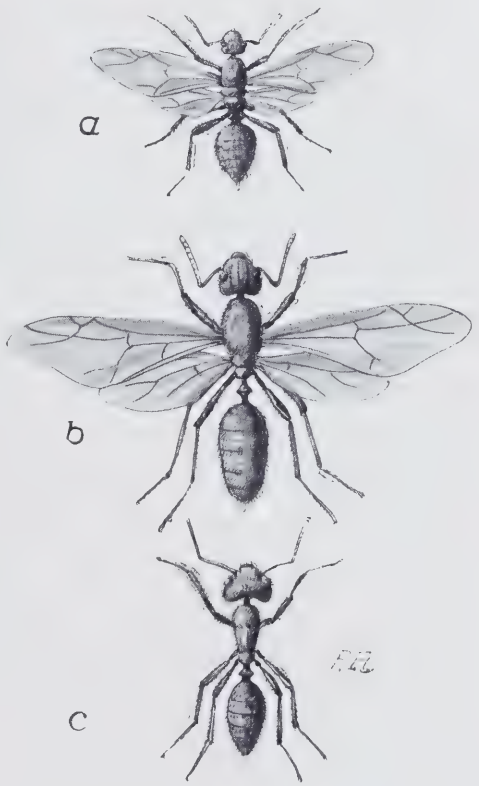
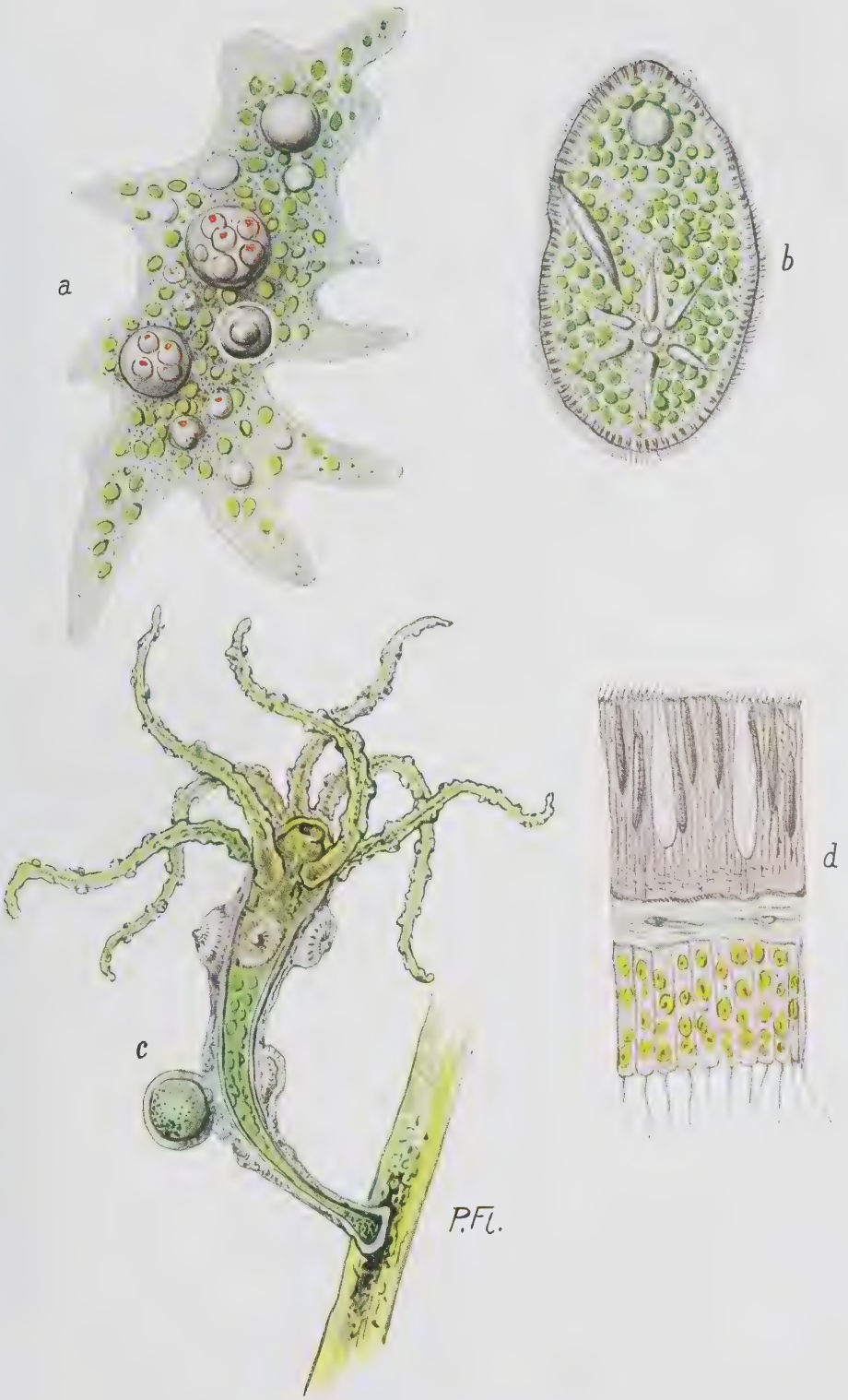


Abb. 341. Kastenbildung bei der großen Holzameise (Camponotus ligniperda). a Männchen, b Weibchen, c Arbeitsameise.

Kasten bilden können. Schon bei Hummeln, Wespen und Bienen, besonders bei letzteren, findet Arbeitsteilung unter den Arbeiterinnen statt. Die jüngeren Arbeiterinnen verbleiben als „Stockbienen" zunächst in der Bienenwohnung und dienen der „häuslichen" Arbeit, die älteren sind dagegen „Flugbienen" und schaffen Nahrung heran, andere sitzen reihenweise an bestimmten Stellen des Stockes, lassen sich füttern und erzeugen Wachsplättchen, noch andere nehmen ihnen die Wachsplättchen ab und bauen Zellen. Aber alle diese verschieden beschäftigten Tiere sind gleich organisiert und können zu verschiedenen Zeiten und verschiedenem Alter auch verschieden verwendet werden. Bei den Ameisen aber ist mit der individuellen Arbeitsteilung oft auch ein Unterschied in Größe und Bau vorhanden. Die einfachste Form eines solchen „Polymorphismus" der Arbeiterinnen finden wir unter anderem bei den amerikanischen Blattschneiderameisen (Atta), von deren Pilzzucht schon früher die Rede war. Während diejenigen Arbeiterinnen, welche auf die Bäume steigen, um Blattstücke abzuschneiden und so das Nährmaterial für die Pilzkulturen herbeizuschaffen, Riesen von mehr als 15 mm Länge sein können, findet man sehr viel kleinere Tiere bei der Brutpflege und Bauarbeit beschäftigt, und noch kleinere Arbeiterinnen von manchmal nur 2 mm Länge sind bei der Gärtnerarbeit in den Pilzbeeten tätig. Außer solchen Größenunterschieden kommen aber auch Formverschiedenheiten vor. Das auffallendste Beispiel dafür ist die Ausbildung einer sogenannten Soldatenkaste, die in der Regel durch bedeutendere Größe, vor allem aber durch den riesenhaften Kopf und entsprechend starke Oberkiefer ausgezeichnet sind. Die Verwendung dieser Soldaten im Leben des Ameisenstaates entspricht im allgemeinen dem Namen, den man der Kaste gegeben hat. Zu den Gattungen, bei denen Soldaten auftreten, gehört unter anderem auch die Gattung Myrmecocystus, von der wir eine Art wegen einer ganz seltsamen Verwendung eines Teils der übrigen Arbeiter besprechen wollen. Diese Art (M. melliger var. hortus deorum) lebt in Texas und dem nördlichen Mexiko und sammelt den Zuckersaft ein, der von gewissen Eichengallen ausgeschieden wird. Wenn die Arbeiterinnen mit gefülltem Kropfe und infolgedessen angeschwollenem Hinterleibe zum Neste zurückkehren, so entledigen sie sich des Kropfinhaltes, indem sie eine Anzahl von im Neste verbleibenden Arbeitern zur Aufnahme des Zuckersaftes veranlassen. Diese „lebenden Honigtöpfe" speichern infolgedessen soviel Honig auf, daß ihr Kropf gewaltig ausgedehnt und der Hinterleib durch Dehnung der Verbindungshäute seiner Bauch- und Rückenschienen zu einer Kugel von Weinbeerengröße anschwillt.

Die Arbeitsteilung bei den Termiten erinnert in mancher Beziehung an die der Ameisen, obwohl die Termiten trotz einer gewissen äußeren Ähnlichkeit mit Ameisen — viele von ihnen werden ja auch der hellen Farbe wegen „weiße Ameisen" genannt! — systematisch nichts mit den eigentlichen Ameisen zu tun haben. Die Termiten sind vielmehr ihrem Körperbau und ihrer Entwicklung nach sehr tiefstehende Insekten, und es ist merkwürdig genug, daß sich Staatenbildung außer bei den höchststehenden Insekten, den Hautflüglern (Bienen, Wespen, Ameisen), auch noch bei einer so viel tieferstehenden Gruppe entwickelt hat. Die Hauptmasse des Termitenvolkes besteht aus den in bezug auf die Fortpflanzungsorgane verkümmerten „Arbeitern", die auch hier sich von den Geschlechtstieren durch geringere Größe unterscheiden. Oft weisen sie noch wieder verschiedene Größenordnungen



Symbioſe von Tieren und Algen.

a) Amoeba viridis; b) Paramaecium bursaria; c) Chlorohydra viridissima in geſchlechtlicher Fortpflanzung, ein Ei austretend; d) Durchſchnitt durch die Leibeswand einer Seeroſe mit gelben Algenzellen (Zooxanthella) in der inneren Zellſchicht (Entoderm).

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Abb. 342. Termitenhofstaat in der (geöffnet gedachten) Königinzelle. „Königin" mit mächtig angeschwollenem Hinterleibe, neben ihr der wesentlich kleinere „König". Beide von zahlreichen Arbeitsbienen betreut, die durch kleine Löcher der Zelle ab- und zugehen. Ringsum „Soldaten" (frei nach Escherich.)

und eine damit zusammenhängende Arbeitsteilung auf. Insbesondere ist ein Teil der Arbeiter zu großköpfigen „Soldaten" ausgebildet. Wo Soldaten fehlen, manchmal aber auch neben ihnen, bildet sich ein weiterer Typus aus, den man wegen des nasenartig verlängerten Kopfes als die Kaste der „Nasuti" bezeichnet hat. Ihre Verteidigungswaffe ist das Sekret ihrer Stirndrüse. Ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen dem Termiten- und Ameisenstaat besteht darin, daß die Kasten der Arbeiter, Soldaten und Nasuti nicht nur aus verkümmerten Weibchen, sondern auch aus zur Fortpflanzung unfähigen Männchen bestehen.

Die Geschlechtstiere der Termiten gleichen anfangs im Larvenzustande ganz den Arbeiterlarven; erst an den später hervorwachsenden Flügelanlagen erkennt man die andere Entwicklungsrichtung der Geschlechtstiere, die dann auch in dem stärkeren Wachstum zum Ausdruck kommt. Bezeichnend ist auch, daß die Geschlechtstiere stets Augen besitzen, während die Arbeiter mancher Termitenarten im Zusammenhang mit ihrer unterirdischen und nächtlichen Lebensweise blind sind. Im Inneren des Termitenbaues findet sich die Königszelle (Abb. 342), in welche die Arbeiter die beiden Geschlechtstiere — „König" und „Königin" — nach dem Abbeißen der Flügel buchstäblich eingemauert haben. Kleine Öffnungen gestatten wohl den die Fütterung, Säuberung und Wartung der beiden Geschlechtstiere besorgenden Arbeitern den Zutritt, verhindern jedoch ein Entweichen der beiden Eingemauerten. Das Weibchen ist im entwickelten Zustande durch einen riesenhaften, mit Eiröhren vollgepfropften Hinterleib ausgezeichnet und kann bis zu 10 cm Länge

erreichen. Bei Termes bellicosus hat man beobachtet, daß alle zwei Sekunden ein Ei gelegt wird, das sofort von einem Arbeiter mit den Oberkiefern ergriffen und nach dem Ablecken in eine benachbarte Kammer, die „Kinderstube", gebracht wird. — Die Termiten sind übrigens imstande, eingegangene Geschlechtstiere zu ersetzen, indem sie, ganz wie z. B. die Bienen, einzelne Larven besser ernähren. Während aber bei den Bienen auf diese Weise aus jungen Arbeiterlarven nur Weibchen (Königinnen) entstehen, liefern die teils weiblichen, teils männlichen Termitenlarven Königinnen und Könige.

Eine ganz besonders auffallende Übereinstimmung des Termitenlebens mit dem der Ameisen besteht darin, daß auch manche Termitenarten Pilzzucht betreiben, daß sie also in besonderen Kammern „Pilzbeete" anlegen, deren Nährmaterial hier aber wohl meistens aus gekautem Holz besteht. Auch sonst sind noch mancherlei ähnliche Züge im sozialen Leben dieser beiden Tiergruppen vorhanden, so z. B. die „Gastpflege", die sich sowohl bei Ameisen wie bei Termiten findet. Auf diese aber wollen wir erst in einem anderen Zusammenhange eingehen.

Einige Worte seien nun noch dem Mitteilungsvermögen der sozialen Insekten gewidmet. Es wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben, daß die Befähigung zur gegenseitigen Beeinflussung durch Zeichengebung eine notwendige Eigentümlichkeit aller „geselligen" Tiere ist, und so ist es von vornherein klar, daß sie den geselligen Hautflüglern (Ameisen, Bienen, Wespen) sowie den Termiten nicht fehlen kann. Wir beschränken uns darauf, diese wichtige psychische Tätigkeit an den daraufhin am genauesten untersuchten Ameisen und Bienen kennen zu lernen. Schon der Altmeister der Ameisenkunde, P. Huber, hat erkannt, daß das Hauptverständigungsorgan der Ameisen die Fühler darstellen, die uns heute ja als der Sitz der Geruchsorgane bekannt sind. Zu dem gleichen Ergebnis kamen später Forel, Lubbock, Wasmann u. a. Diese sogenannte „Fühlersprache" besteht in Fühlerschlägen, welche die Ameisen einander versetzen und welche gegen die Stirn, die Kopfseiten oder die Fühler gerichtet sein können. Die Erscheinung wird besonders leicht beobachtet, wenn man sein Augenmerk auf eine begangene Ameisenstraße richtet. Lubbock, Wasmann u. a. haben jedoch auch in ihren künstlichen, aus Glasplatten und Glasbehältern hergestellten Beobachtungsnestern diesen Verkehr der Ameisen untereinander feststellen können. Ein Beispiel mag erläutern, welche Verwendung die „Ameisensprache" findet. Lubbock hat eine Reihe sinnreicher Versuche ausgeführt, um zu prüfen, ob Ameisen imstande sind, einander Mitteilung von einem Funde zu machen. So hat er tote Insekten und Spinnen auf einem Korkstücke festgesteckt und in der Nähe von Ameisennestern niedergelegt. Wenn dann eine der nach Futter suchenden Ameisen das Beutestück fand, so bemühte sie sich zuerst, das Tier zum Nest zu schleppen. Sobald sich dies als unmöglich erwies, kehrte sie ins Nest zurück und kam dann regelmäßig mit einer größeren Anzahl von Arbeiterinnen — bis zu 15 — heraus. Lubbock betont besonders, daß die Zahl der gleichzeitig das Nest verlassenden Tiere bedeutend größer war, als für gewöhnlich bei diesen Nestern beobachtet wurde, und er schließt daraus mit Recht auf eine erfolgte „Mitteilung". Wenn nun auch diese von der ersten Ameise alarmierten Tiere der „Führerin" nur sehr langsam folgten, sie aus dem Auge verloren und das Beutestück nur spät erreichten, einige manchmal auch gar nicht, so trugen sie

es doch schließlich stückweise zum Nest. Was nun in diesem Falle die Art der Mitteilung betrifft, so wird ja vielleicht der am Körper, möglicherweise auch an den Fühlern der Entdeckerin haftende Beutegeruch schon ausreichen, um den im Neste befindlichen Ameisen das Vorhandensein der Nahrung bemerklich zu machen. Was aber aus dem Ganzen einen Fall von „Mitteilung" macht, das ist das Verhalten der ersten Ameise, ihr Zurücklaufen ins Nest und ihr sofortiges Wiederumkehren in Begleitung mehrerer anderer Ameisen. Es wäre natürlich eine ganz unangebrachte Vermenschlichung der Ameisen, wollte man diesen Tieren dabei eine auf logischen Schlüssen aufgebaute Absicht zuschreiben. Aber ihr Trieb, „die eigenen Gefühlszustände und Bewegungsimpulse auf andere Individuen der Gesellschaft zu übertragen" (Escherich, Die Ameise. Braunschweig 1906, S. 205), ist durch solche Beobachtungen sichergestellt. Sehr eingehend hat sich Wasmann mit der „Fühlersprache" der Ameisen beschäftigt. Einer der wichtigsten Erfolge derselben ist, daß die Ameisen mittels Fühlerschlägen den Nachahmungstrieb ihrer Genossinnen anzuregen vermögen, wodurch dann das zweckmäßige Zusammenwirken der Tiere eines Nestes ermöglicht wird. Fühlerschläge bestimmter Art sind es, womit eine hungrige Nestameise sich einer mit gefülltem Kropfe heimkehrenden bemerklich macht, um sich dann von ihr füttern zu lassen. Durch heftige Fühlerschläge werden die Gefährtinnen entweder zum Angriff oder zur Flucht veranlaßt. Noch eine große Zahl anderer Fälle hat Wasmann unterschieden. Lautäußerungen, die etwa als „Alarmsignale" benutzt werden könnten, sind nur von wenigen Ameisenarten bekannt. Teils sind es zirpende Töne, die durch Reibung bestimmter Körperteile entstehen, teils Klopfgeräusche, z. B. durch Aufschlagen des Hinterleibes auf den Boden. Es ist deshalb anzunehmen, daß diese Ameisen auch ein Hörvermögen besitzen. Die Organe, welche man als Gehörorgane gedeutet hat, z. B. solche in den Schienen der Beine, sind jedoch noch nicht über jeden Zweifel erhaben.

Das Mitteilungsvermögen der Bienen, und zwar unserer Honigbiene, ist experimentell zum ersten Male von Lubbock geprüft worden, indem er beobachtete, ob Bienen, die er durch einen Farbfleck kennzeichnete, und denen er in seinem Zimmer Honig darbot, allein oder in Begleitung anderer Bienen zurückkehrten. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Bienen sehr oft ohne Begleitung wiederkamen, daß also anscheinend keine „Mitteilung" stattgefunden hatte. Doch ist es möglich, daß dieses Ergebnis auf ungünstige Versuchsbedingungen zurückzuführen ist. In neuester Zeit hat besonders K. v. Frisch die „Bienensprache" untersucht und ist zu sehr bemerkenswerten Resultaten gekommen. Er legte mit Honig bestrichene Papiere aus und stellte zunächst fest, daß es oft stunden-, ja tagelang dauert, bis eine Biene den Honig entdeckt. Sobald aber eine ihn gefunden hat, sind in kürzester Zeit Dutzende oder Hunderte zur Stelle. Da sie fast ausnahmslos demselben Stocke angehören, hat offenbar eine Verständigung stattgefunden. Zur Erklärung dieser schon oft beobachteten Erscheinung hat man früher angenommen, daß die Genossen, nachdem sie die reiche Beute der heimkehrenden Biene bemerkt haben, ihr zur Futterstelle folgen. v. Frisch hat nun aber festgestellt, daß dies nicht zutrifft. Vielmehr fliegt die erste Entdeckerin allein und ohne Gefolge zum Futterplatz, worauf die Neulinge „unvermutet, wie aus einer Versenkung hervorgezaubert, sich hinzugesellen".

Um nun den Dingen auf den Grund zu kommen, hat v. Frisch einen Beobachtungsstock mit Glaswänden konstruiert, dessen Waben nicht hintereinander, sondern sämtlich nebeneinander angebracht waren, so daß alle Wabenflächen zu überblicken waren. Die Versuchstiere wurden mit unverwischbaren Flecken verschiedener Farben numeriert. „Verfolgen wir nun eine Biene," so schreibt v. Frisch, „die unsern Honigbogen oder das Zuckerwasserschälchen entdeckt und ihr Ränzlein gefüllt hat, bei ihrer Heimkehr in den Beobachtungsstock, so bemerken wir ein höchst auffälliges Benehmen. Nachdem sie die süße Beute an Stockgenossen abgegeben hat, welche die weitere Verteilung unter den hungrigen Schwestern oder die Aufspeicherung in Honigzellen übernehmen, beginnt sie auf den Waben eine Art „Rundtanz", indem sie mit raschen trippelnden Schritten im Kreise herumrennt, dann plötzlich kehrt macht und sich in der entgegengesetzten Richtung weiter dreht, wieder herumschwenkt und im früheren Sinne ihre Kreise läuft usw.; 3, 10, 20 Wendungen können an derselben Stelle ausgeführt werden, ein paar Sekunden, eine halbe, eine volle Minute kann der tolle Tanz währen. Oft wird er an verschiedenen Stellen der Wabe wiederholt. So überraschend der Tanz begonnen hat, so plötzlich wird er abgebrochen, die Biene stürzt in Hast zum Flugloch hinaus und sucht den Futterplatz wieder auf." Durch dieses merkwürdige Verhalten der Entdeckerin geraten die Tiere ihrer Nachbarschaft in große Erregung, sie bringen die Fühler mit ihrem Hinterleib in Berührung und trippeln hinter ihr drein. „Ab und zu löst sich eine aus dem Gefolge, begibt sich zum Flugloch und verläßt den Stock. Bald darauf erscheinen die ersten Neulinge am Futterplatz. Auch sie tanzen, wenn sie reich beladen heimkehren, und je mehr der Tänzerinnen werden, desto mehr Neulinge drängen sich an den Futterplatz."

Wenn danach kein Zweifel mehr darüber bestehen kann, daß die „Tänze" dazu dienen, die Stockgenossen zum Futterholen anzuregen, so fragt es sich, auf welche Weise die Genossinnen den Futterplatz finden. Wie schon gesagt wurde, ist die Annahme, daß sie der „Tänzerin" folgen, unrichtig. v. Frisch hat nun durch Auslegen zahlreicher Honigproben rings um den Beobachtungsstock herum festgestellt, daß die Tänze ein Absuchen der ganzen Umgebung des Stockes nach Futter zur Folge haben. Weiterhin hat unser Gewährsmann durch sinnreiche Versuche, deren Schilderung uns hier zu weit führen würde, bewiesen, daß der der ersten Biene anhaftende Blütenduft während des Tanzes das Verständigungsmittel ist, denn bei dem Absuchen der Umgebung nach Futter werden zunächst immer nur die Orte gleichen Duftes berücksichtigt, es wird also z. B. immer dieselbe Blütenart besucht. Ein Mittel zur Regelung der Besucherzahl liegt darin, daß die Tänze aufhören, sobald eine dem Futtervorrat entsprechende Zahl von Helferinnen unterwegs ist. Starke Ergiebigkeit der Futterquelle aber wird noch durch ein anderes Zeichen verkündet. Die Bienen besitzen nämlich am Hinterleib nahe dem After eine drüsenreiche, ausstülpbare Hauttasche, die ihnen als „Duftorgan" dient, und die einen, selbst „für die menschliche Nase wahrnehmbaren, fruchtätherartigen Duft ausströmt". Das Ausstülpen geschieht nur dann, wenn die Bienen am Futterplatz sind und wenn die Quelle sich als sehr ergiebig erweist. Dann aber ruft dieser Bienenduft aus großem Umkreise alle alarmierten Bienen herbei und zeigt ihnen an, wo der reiche Segen zu finden ist.

b) Wohngemeinschaft verschiedener Arten.

Während es sich bisher um Lebensgemeinschaft von Tieren derselben Art handelte, sei nun die räumliche Vereinigung verschiedener Organismenarten ins Auge gefaßt, wie sie sich aus der Konkurrenz um den Wohnraum ergibt, welche die Lebewesen zur Ausnutzung aller nur irgendwie geeigneten Ansiedlungsmöglichkeiten treibt.

Kletterpflanzen. Hier müssen wir auch einen Blick auf das Pflanzenreich werfen, wo besonders die Landpflanzen uns einige charakteristische „Wohnungsbeziehungen" vorführen. Freilich kommt hier in vielen Fällen zur Konkurrenz um den Wohnraum auch noch der Wettbewerb um den Lichtgenuß hinzu. Das gilt vor allem für die Kletterpflanzen, diese auch in unserer Heimat in zahlreichen Beispielen ganz allgemein bekannten Pflanzen, an denen man wie an etwas Selbstverständlichem achtlos vorüberzugehen geneigt ist. Und doch: wie merkwürdig ist im Grunde diese Fähigkeit einer Pflanze, die Tragkraft einer anderen Pflanze auszunutzen, um auf eine ausreichende Ausbildung der eigenen Achsenorgane zu verzichten! Da sehen wir Hopfen, Winden, Bohnen, Geißblatt und andere sich mit ihren Stengeln um andere Stengel und Zweige winden; Erbsen, Wicken, Kürbisgewächse, die Weinrebe und der wilde Wein ergreifen mit berührungsempfindlichen Ranken die fremden Sprosse, und noch andere, wie der Efeu, senken Haftwurzeln in die Rindenspalten der Stämme und Äste oder sie bilden, wie gewisse Arten des wilden Weins, Ranken mit Haftscheiben aus, die, im Aussehen den Haftscheiben der Laubfrösche ähnelnd, sich selbst an verhältnismäßig glatte Flächen anzuheften vermögen. Nirgends sind diese Kletterpflanzen zahlreicher als in den Urwäldern der Tropen mit ihren dünnstämmigen, mittels Kletterdornen emporsteigenden Rotangpalmen und ihren zahllosen, von Baum zu Baum sich schlingenden, holzigen Lianenstämmen.

Epiphyten. Einen gewaltigen Schritt weiter gehen die Überpflanzen oder Epiphyten, indem sie, statt sich im Erdboden zu verankern, auf Stämmen und Zweigen, ja sogar auf den Blättern der Bäume sich ansiedeln. Während in unseren Gegenden nur die Algen, Flechten und Moose es zu dieser Lebensweise gebracht haben und die epiphytische Ansiedlung höherer Pflanzen, etwa auf einer alten Kopfweide, Ausnahme bleibt, sind es wiederum die Tropenwälder, wo sich diese Art der Lebensführung in reichstem Maße entfaltet hat, und wo die verschiedensten Pflanzengruppen, von denen die Farne, Orchideen, Aronstabgewächse und Ananasgewächse als Beispiele genannt seien, sich daran beteiligen. Wir können hier kurz darüber hinweggehen, da an anderer Stelle schon eingehender davon die Rede war.

Epizoen. Auch im Tierreiche kommen — und zwar bei Wassertieren — massenhaft Erscheinungen vor, die an das Epiphytentum erinnern, so daß man den Begriff der „Epizoen" gebildet hat für die auf Krebspanzern, auf Schnecken- und Muschelschalen oder auf Tangen festgewachsenen Infusorien, Polypenstöcke, Moostiere, Röhrenwürmer, Seepocken, Entenmuscheln usw. Selbst der Wirbeltierkörper, nämlich die Haut der Wale und Fische, muß bisweilen als Ansiedlungsort dienen. Saugt doch sogar ein Fisch, der Schiffshalter (Echeneïs), sich vorübergehend an anderen Fischen, besonders an Haien, fest, um so auf bequemste Weise den Ort

zu wechseln. Der Nutzen, den die Epizoen durch die Besiedlung lebender, mit Ortsbewegung begabter Tiere, erzielen, ist verschiedenartig; einmal finden sie Schutz vor Verschlammung und Versandung, sodann erhöht sich für sie die Gelegenheit zum Nahrungserwerb, und auch ihre Atmung wird durch den ständigen Wasserwechsel begünstigt. In anderen Fällen, wenn z. B. Muscheln, Krebse und Würmer im Geäste der Korallenstöcke, oder gar Krebse im Innern von Quallen, und Fische (Fierasfer) im Innern von Seewalzen leben, handelt es sich dagegen lediglich um die Gewinnung von Schlupfwinkeln.

Tier und Pflanze. Bei den Wasserorganismen spielt natürlich auch die Vergesellschaftung von Tier und Pflanze eine bedeutende Rolle, sei es, daß Algen und Tange sich auf Krebsen und anderen Tieren ansiedeln oder daß umgekehrt festsitzende Tierarten auf Wasserpflanzen Ansiedlungspunkte finden. Die letzgenannte Verbindung — die Ausnutzung der Pflanze als Tierwohnung — ist für zahllose Landtiere von ganz besonderer Bedeutung geworden. Wir brauchen, um das hier anzudeuten, nur an die Vogelwelt sowie an alle kletternd lebenden Tiere zu erinnern, vom baumbewohnenden Affen hinab bis zu den die Blätter besiedelnden Milben. Unter den auf und in Pflanzen lebenden Tieren erwecken aber die gesellig lebenden Insekten besonderes Interesse. Unter ihnen nutzen viele Bienen hohle Stengel und Baumhöhlen als Wohnung aus, Wespen bauen ihre Nester im schwankenden Gezweige der Bäume und Sträucher, und sogar die Ameisen flüchten sich auf Holzgewächse, besonders im tropischen Überschwemmungsgelände, z. B. im Gebiete des Amazonenstroms. Hier haben gewisse Ameisenarten es hoch oben in den Kronen der Bäume zur Konstruktion von kugligen Erdnestern gebracht, die sie durch Besiedlung mit gewissen Pflanzenarten zu festigen verstehen, so daß Ule, der Entdecker dieser

Abb. 343. Aus Erdkrümchen erbauter Nesthaufen der schwarzen Weg- oder Gartenameise (Lasius niger), mit Gräsern als Tragsäulen. Zu Seite 524.

Abb. 344.
Die Ameisenpflanze Myrmecodia echinata mit Stammknolle, die schon am Keimling entsteht und ohne Zutun der Ameisen Gänge bildet.

kleinen Naturwunder, sie geradezu als schwebende „Ameisengärten" bezeichnet hat. In anderen Fällen werden vorhandene Höhlungen in den Pflanzen von den Ameisen als Wohnungen ausgenutzt. So ist es bei zahlreichen, besonders über die südasiatische Inselflur verbreiteten Epiphyten, z. B. bei Myrmecodia echinata (Abb. 344). Die stachlige Stammknolle dieser Pflanze, die als Wasserspeicher dient und von gewundenen Durchlüftungshohlräumen durchzogen ist, wird regelmäßig von Ameisen besiedelt, die in den Hohlräumen Wohnung nehmen, und von denen man, ebenso wie bei den südamerikanischen Zekropien, längere Zeit annahm, daß sie zu ihrer Wohnpflanze sogar in einem Gegenseitigkeitsverhältnis stehen.

Gastpflege bei Tieren. Eine andere Art von Wohngemeinschaft besteht in der Ausnutzung der Tierwohnungen durch andere Tiere. Hierfür bieten besonders die Staaten der Ameisen und Termiten vortreffliche Gelegenheit. Die Zahl der bis heute bekannten „Ameisengäste" und „Termitengäste", die nur in den Nestern dieser sozialen Insekten vorkommen, hat die Zahl 1000 bereits weit überschritten. Am stärksten sind daran die Käfer beteiligt, aber auch Milben, Spinnen und Asseln finden sich unter ihnen. Während ein Teil von ihnen als Räuber der Brut offenkundigen Schaden anrichtet, andere als Verzehrer der Mahlzeitenreste oder als Mulm- oder Detritusfresser weder schaden noch nützen und von den Gastgebern, z. B. den Ameisen, gleichgültig geduldet sind, werden manche Gastkäfer wegen der Ausscheidung von Säften sogar sorgsam gehegt. Da die Raumverhältnisse uns zur Auswahl zwingen, mögen unsere Betrachtungen sich auf den zuletzt genannten und interessantesten Fall beschränken. Der bekannte Ameisenforscher Wasmann hat diese Beziehungen als „Symphilie" bezeichnet und sieht das Merkmal der-

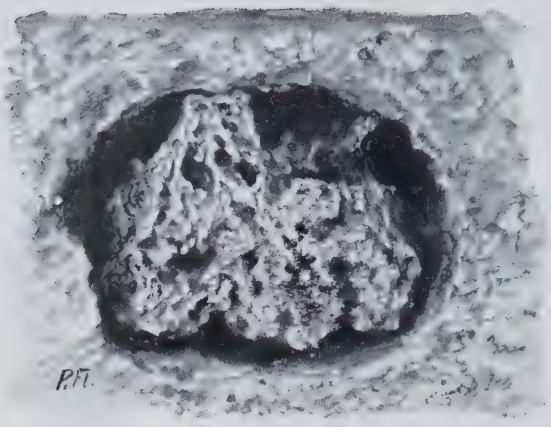


Abb. 345. Unterirdischer „Pilzgarten" der Blattschneiderameisen (Atta). Zu Seite 491.

selben darin, „daß freundschaftliche Beziehungen zwischen Gast und Wirt bestehen, aus denen aber nur der Gast einen Vorteil zieht, während der Wirt aus der Pflege jener Gäste nur Annehmlichkeit gewinnt". Die Ausscheidung der von manchen Ameisenarten so hochgeschätzten Drüsensäfte findet bei allen in Frage kommenden Käfern am Hinterleibe statt, und Haarbüschel („Trichome"), die bei den ganz ausgeprägten Symphilen, wie Atemeles und Lomechusa, zu mehreren Paaren an den Hinterleibsringen hinter den verkürzten Flügeldecken stehen (Abb. 346), dienen dazu, den zwischen den Haaren angesammelten Saft den Ameisen zum Ablecken darzubieten. Zu dieser zweifellosen Anpassung an das Zusammenleben mit den Ameisen kommen noch mehrere andere hinzu. So ist bei Lomechusa der mittlere Teil der Unterlippe, die bekanntlich aus dem dritten Kieferpaare entstanden ist, so gestaltet, daß er als „Löffel" zum Auffangen des von den Ameisen dargebotenen Futtersafttropfens dienen kann. Im Zusammenhang damit steht der Trieb dieser Gäste, sich von den Ameisen füttern zu lassen (Abb. 346), und sehr beachtenswert ist die Tatsache, daß die Symphilen auch die „Sprache" der Ameisen angenommen haben, indem sie wie jene die Fühler zum „Betrillern" ihrer Wirte benutzen. Manche Symphilen (Atemeles) „äffen den geselligen Verkehr der Ameisen in so erstaunlich hohem Grade nach, daß, wenn sie eine Ameise zur Fütterung auffordern wollen, sie hierzu nicht nur ihre Fühler nach Ameisenart verwenden, sondern überdies sogar die Vorderfüße nach Ameisenart erheben und die Kopfseiten der fütternden Ameise streicheln" (Wasmann). Auch die Ameisenähnlichkeit mancher Ameisen-

Abb. 346. Der Ameisengast Atemeles wird von einer Myrmica gefüttert.

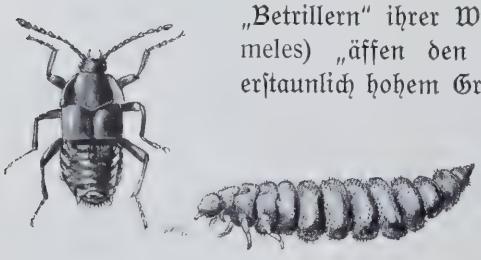


Abb. 347. Gefährliche Ameisengäste: Lomechusa strumosa nebst Larve.

gäste hat man als Anpassung gedeutet, insofern auch sie nach Wasmann wohl dazu dient, das Verhältnis noch inniger zu gestalten. Die oft dafür angewandte Bezeichnung „Mimikry" ist aber wohl kaum zutreffend.

Während die Grundlage der Symphilie eine einheitliche ist, nämlich die bei allen Symphilen stattfindende Ausscheidung eines Drüsensaftes, der den Ameisen zum „Genußmittel" wird, sind die Zwecke, welche die Gäste selbst im Ameisenstaate verfolgen, verschieden. Diese Zwecke sind durchaus nicht nur harmlos, wie der Trieb der Atemeles und Lomechusa, sich von den Ameisen füttern zu lassen. So saugen die Larven der Lomechusa die Eier der Ameisen aus, ja gewisse Gäste legen ihre Eier sogar in die Larven der Wirtsameisen. Trotzdem dulden die betreffenden Ameisenarten diese Gäste nicht nur, sondern lassen ihnen und ihrer Brut sogar mancherlei Pflege zuteil werden. Diese Pflegehandlungen bedeuten an sich schon einen Verlust für den Ameisenstaat, weil der Ameisenbrutpflege dadurch wertvolle Kräfte entzogen werden. In der Tat macht sich das denn auch an den mit Lomechusa-Gästen gesegneten Ameisenvölkern sehr deutlich bemerkbar. Bei unserer einheimischen, blutroten Raubameise (Formica sanguinea) z. B. treten im Laufe der Zeit krüppelhafte Zwischenformen („Pseudogynen") zwischen Weibchen und Arbeiterinnen auf, die weder zur Arbeit noch zur Fortpflanzung tauglich sind, offenbar als Ergebnis einer vernachlässigten oder falschen Brutpflege. Ihre Zahl kann schließlich so groß werden, daß hierdurch und durch die unmittelbare Schädigung, welche die Ameisenbrut seitens der Lomechusa-Larven erfährt, die Existenz des betreffenden Ameisenstaates in Frage gestellt wird.

Danach bedeutet die Symphilie — wenigstens in den meisten Fällen — für die Ameisen eine soziale Krankheit, die schon oft mit dem Alkoholismus der Menschheit verglichen worden ist. Die Vergleichspunkte liegen darin, daß in beiden Fällen sowohl unmittelbare wie auch mittelbare Schädigungen gezeitigt werden. Für die unmittelbare Schädigung der erwachsenen Individuen durch den Alkoholismus ist das Seitenstück bei den Ameisen allerdings noch nicht nachgewiesen, da über die physiologischen Wirkungen des Drüsensaftes der Gastkäfer nichts bekannt ist, aber die unmittelbare Schädigung der Ameisennachkommenschaft durch die Lomechusa-Larven ist sicher, ebenso sicher wie die Degeneration der Nachkommen von Alkoholikern. Ebenso klar liegen die mittelbaren Wirkungen, die sich aus der Vernachlässigung der sozialen und familären Pflichten ergeben, sowie aus der Vergeudung von Arbeitskraft für ein zum mindesten entbehrliches Genußmittel. Escherich macht darauf aufmerksam, daß derartige schädliche Liebhabereien nur in Gesellschaften auftreten können, da in diesen den einzelnen Individuen der Kampf ums Dasein wesentlich erleichtert ist. „Es wird an der Naturzüchtung liegen, diese schädlichen Momente, die erst nachträglich, nachdem die Staatenbildung perfekt geworden, im Gefolge eben dieser aufgetreten sind, zu entfernen." „Ist dies möglich, ohne dadurch die Grundlagen des Gesellschaftslebens zu lockern, so wird die Naturzüchtung dies auch fertig bringen; im anderen Falle dagegen werden eben diejenigen Staaten, welche an einem solch verderblichen Luxus kranken, allmählich dem Untergange entgegengehen."

Trophobiose. Von der Erscheinung der Symphilie wenden wir uns schließlich noch zu einer anderen merkwürdigen Beziehung von Tieren verschiedener Art,

zur „Trophobiose", wie Wasmann sie genannt hat. Man versteht darunter die Beziehungen der Ameisen zu Tieren, welche von den Ameisen entweder außerhalb des Nestes wegen ausgeschiedener zuckerhaltiger Säfte aufgesucht oder gar im Neste als „Haustiere" gehalten werden. Das Hauptbeispiel dafür sind die Blattläuse, deren flüssige Exkremente stark zuckerhaltig sind und deshalb begierig von den Ameisen geleckt werden. Selbst eine Art von „Melken" der Blattläuse findet statt (Abb. 348), indem die Ameise den Hinterleib der Blattlaus mit den Fühlern betrommelt und letztere zur Abgabe eines Flüssigkeitstropfens veranlaßt. Bei den im Innern der Ameisennester lebenden Pflanzenläusen handelt es sich um Wurzelläuse, die z. B. an Graswurzeln saugen. In einem ähnlichen Verhältnis wie die Blattläuse stehen auch manche Schildläuse sowie die Raupen der Bläulinge zu gewissen Ameisenarten. Während es sich aber bei den Schildläusen, genau wie bei den Blattläusen, um die Exkremente handelt, sondern die Bläulingsraupen aus einer besonderen Drüse ihres Rückens eine Flüssigkeit ab, die von den Ameisen geleckt wird. Wenn auch diese Beziehungen an die Symphilie entfernt erinnern, so fehlt ihnen doch das entscheidende Merkmal: der Nutzen, den das saftliefernde Insekt aus der Liebhaberei der Ameisen zieht, und der den letzteren dann oft verderblich wird. Das einzige, was man für die Blattläuse als „Nutzen" anführen könnte, wäre ein gewisser Schutz, den sie vor allem dann erfahren, wenn es sich um Wurzelläuse im Ameisennest handelt, oder wenn die Ameisen, wie man das auch beobachtet hat, über den Blattläusen aus Erdkrümchen schützende „Pavillons" errichten. Dadurch nähert sich auch die Trophobiose der letzten großen Gruppe gegenseitiger Beziehungen verschiedener Organismenarten, der Symbiose. Der ganz eigenartige Charakter dieser Art von Genossenschaftsleben veranlaßt uns, es in einem besonderen Kapitel von den bisher besprochenen Formen des Zusammenlebens abzusondern.

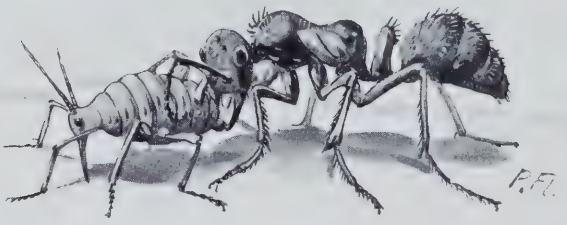


Abb. 348. Ameise, eine Blattlaus „melkend".

c) Symbiose.

Die Flechten. Unter Symbiose versteht man heute das bündnismäßige Zusammenleben zweier Organismen, gleichgültig, ob Tier oder Pflanze, zu gegenseitigem Nutzen. Der Begriff ist zuerst für die Organisation der Flechten geprägt worden. Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts galten die Flechten, die wohl jedem als meistens grau gefärbter Bewuchs an Baumrinde, Steinen usw. bekannt sind, noch als einheitliche Organismen, als eine Gruppe niederer Pflanzen (Kryptogamen), die den Pilzen und den Algen gleichwertig sei. Im Jahre 1868 erkannte jedoch Schwendener, daß die schon lange bekannten grünen Zellen der Flechten (Abb. 349) Algen seien, die innerhalb eines Pilzes leben. Der nächstliegende Gedanke war, daß es sich hier um Parasitismus handle: die Alge als grüner, selbständiger

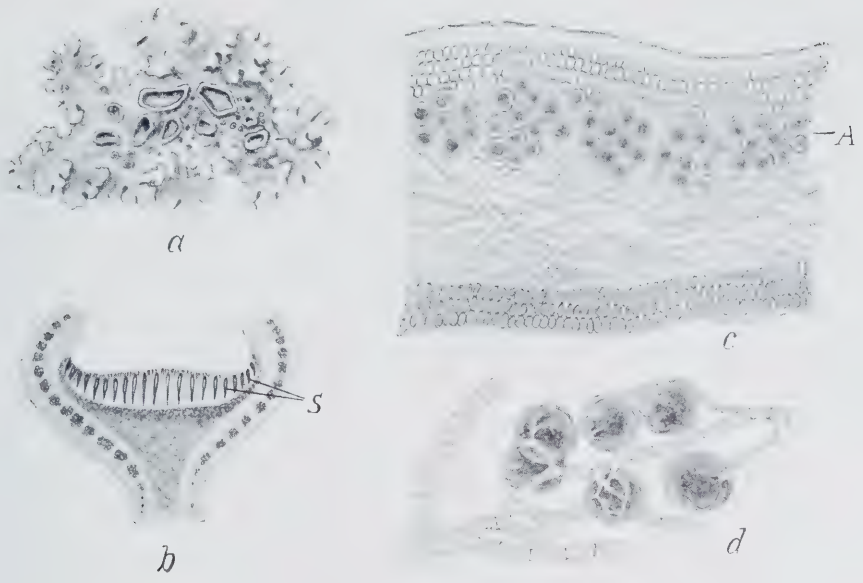


Abb. 349. Die Wandflechte (Xanthoria parietina).
a das Pflänzchen in natürlicher Größe mit schüsselförmigen „Fruchtkörpern", b Fruchtkörper im Durchschnitt, bei S die Sporenschläuche, c Querschnitt durch den Flechtenkörper, bei A die Algenzellen, d Umwachsung der Algenzellen durch Pilzfäden (zum Teil nach Migula).

Erzeuger organischer Nahrung schien von dem in bezug auf Ernährungsweise unselbständigen Pilze lediglich ausgenutzt zu werden. Spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß eigentliche Schädigungen der Algen durch den Pilz kaum nachgewiesen werden können, daß vielmehr die Algenzellen sich oft im Innern des Flechtenpilzes kräftiger durch Teilung vermehren, als das an Algenzellen gleicher Art, die man außerhalb der Flechten beobachtet, zu geschehen pflegt. Es ist dann 1877 Stahl gelungen, nicht nur die Algenzellen aus den Flechten zu isolieren und rein weiter zu züchten, sondern auch den Flechtenpilz für sich zu kultivieren und schließlich aus beiden Kulturen synthetisch die Flechte wiederherzustellen. Dadurch war Schwendeners Auffassung der Flechten als Doppelwesen experimentell erwiesen und, da von Parasitismus hier offenbar nicht die Rede sein konnte, ergab sich die Überzeugung, daß beide Organismen hier zu einem Bündnis auf Gegenseitigkeit vereinigt sind. Heute grenzt man diese Art des Zusammenlebens begriffsmäßig ab, indem man dafür den Ausdruck „Symbiose" verwendet, ein Ausdruck, der allerdings ursprünglich von seinem Erfinder (de Bary) für alle Formen pflanzlichen Zusammenlebens bestimmt war.

Die genauere mikroskopische Erforschung des Flechtenkörpers hat ergeben, daß der Pilz mit zarten Fäden, die als Saugorgane anzusehen sind, die Algenzellen umspinnt. Da die chlorophyllführenden Algen im Gegensatz zum Pilze die Fähigkeit besitzen, Kohlendioxyd zu assimilieren und Kohlehydrate daraus zu erzeugen, so ist bestimmt anzunehmen, daß diese Assimilate es sind, die der Pilz von der Alge empfängt. Daraus erklärt es sich auch, daß Flechten auf ganz anorganischem Nährboden, nämlich auf nacktem Fels, sich erfolgreich anzusiedeln vermögen. Ein Pilz

ohne assimilierende Zellen als Bundesgenossen würde dazu nicht fähig sein. Die Algenzellen andererseits, die durch ihr Vegetieren im Innern des Flechtenpilzes von der Unterlage räumlich getrennt sind, müssen durch den Pilz mit Nährsalzen versorgt werden, die dieser seinem Nährboden mittels feiner Zellfäden (Rhizoiden) entnimmt. Daneben kommt den Algen zweifellos auch das von den atmenden Pilzfäden erzeugte Kohlendioxyd für ihre Assimilation zustatten, während umgekehrt der von den Algen bei der Assimilation als Nebenprodukt erzeugte Sauerstoff, soweit er nicht der Algenatmung dient, dem Pilze zugute kommt. Wenn nun auch im Einzelnen noch manche Frage der Lösung harrt, so darf man doch soviel heute schon mit Bestimmtheit sagen, daß die beiden Organismen des Flechtenkörpers sich durch ihre Stoffwechselvorgänge auf das glücklichste ergänzen, und daß darin die Vereinigung der beiden Gruppen von Lebewesen zu einer höheren Einheit ihre eigentliche Ursache hat.

Sehr lehrreich ist auch noch ein Blick auf die Fortpflanzungsweise der Flechten. Da haben zunächst Pilz und Alge ihre eigene charakteristische Fortpflanzungsmethode, die Alge durch einfache Zellteilung, der Pilz durch Bildung von Sporen, meist im Innern von Schläuchen (Asci). Aber die Pilzhyphen, welche aus den keimenden Sporen hervorwachsen, können sich nur dann voll entwickeln, wenn sie das Glück haben, auf geeignete Algenzellen zu treffen, welche sie dann umwachsen und in ihren „Thallus" aufnehmen. Es ist nun sehr bezeichnend für die Innigkeit der Vereinigung von Alge und Pilz in der Flechte, daß sich bereits eine dritte Methode herausgebildet hat, die nicht mehr bloß eine Fortpflanzung von Pilz oder Alge ist, sondern eine Vermehrungsmethode der höheren Einheit der Flechte. Das ist die Bildung von Brutkörpern oder Soredien. Sie geschieht in der Weise, daß das Innere der Flechte in kleine Körperchen zerfällt, die aus einigen, von Pilzhyphen umsponnenen Algenzellen bestehen, und welche durch Aufbrechen der Hautschicht des Flechtenthallus frei werden, so daß der Wind sie verstreuen kann. Nichts kann besser als diese Tatsache beweisen, daß im Flechtenorganismus eine hochgradige Bindung der beiden Organismenarten aneinander eingetreten ist, und daß die Flechte trotz ihrer „Zweiheit" doch auch eine Einheit darstellt, ähnlich, wie auch der polymorphe Tierstock der Umwelt als eine Einheit (ein „Individuum") gegenübertritt.

In diesem Zusammenhange ist es von Interesse, daß einzellige Algen auch in höheren Pflanzen gefunden werden. So sind die Interzellularräume des Wasserfarnes Azolla stets von Blaualgen (Anabaena) bewohnt. Selbst in Wurzeln — von Cycas und Gunnera — findet man Algen. Ob es sich hierbei bereits um Symbiose handelt, ist noch unentschieden. Daß Algensymbiosen noch weit verbreiteter sind, als man heute annimmt, ist aber sehr wahrscheinlich. Vor allem ist zu erwarten, daß auch Bakterien mit Algen bereits zu dauernden Gegenseitigkeitsverhältnissen gelangt sind.

Tiere und Algen. Handelt es sich beim zuletzt Erwähnten um ein noch erst zu erschließendes Gebiet, so ist eine andere Gruppe von Algensymbiosen bereits lange bekannt, nämlich die Vereinigung von Tieren mit Algen. Als man zuerst grüne Tiere beobachtete, hielt man naturgemäß den Farbstoff, das Chlorophyll, für einen Bestandteil des Tierkörpers. Heute ist es durchaus fraglich, ob es überhaupt tierisches Chlorophyll gibt, denn in fast allen Fällen hat sich, wenn wir absehen von

den grünen Geißelträgern, wie Euglena, das scheinbar tierische Chlorophyll vielmehr als Bestandteil von Algen erwiesen. Schon die Wurzelfüßer beherbergen bisweilen Algen. Als Beispiel diene Amoeba viridis (Taf. XXVII), ein Fall, der dadurch bemerkenswert geworden ist, daß Gruber eine Kolonie dieser Tiere sieben Jahre lang in einem Glasgefäß mit nur $^1/_4$ Liter Wasser am Leben und in Fortpflanzung erhielt, und zwar ohne Zufuhr organischer Nahrungsstoffe. Brachte er aber die Algen durch Verdunkelung zum Absterben, so gingen auch die Amöben zugrunde. Daraus muß man schließen, daß die von den Algen (Chlorellen) erzeugte organische Substanz den Tieren zugute kommt, während das von den Tieren gelieferte Kohlendioxyd von den Algen verarbeitet wird. Überhaupt werden wir alles über den Flechtenstoffwechsel Gesagte auf diesen Fall übertragen dürfen. Als weitere Wurzelfüßer, welche Algen beherbergen, sind gewisse Radiolarien zu nennen, in denen gelbbraune Algen (Zooxanthella) vorkommen. Gehen wir im Tierreich weiter aufwärts, so stoßen wir schon bei zahlreichen Wimperinfusorien wieder auf Algenbesitzer, so z. B. bei dem grünen Paramaecium bursaria (Taf. XXVII), von dem aber gelegentlich auch farblose Stämme zu finden sind. Werden solchen algenlosen Tieren aber Chlorellaalgen dargeboten, so werden diese von den Paramäzien genau wie Nahrungskörper durch die Mundöffnung aufgenommen. Sie werden jedoch nicht verdaut, sondern bleiben im Protoplasma liegen und beginnen sich zu vermehren Solche grünen Paramäzien sind den farblosen dadurch überlegen, daß sie lange Zeit ohne Nahrungsaufnahme aushalten, sofern sie nur genügend Licht erhalten.

Unter den Pflanzentieren oder Hohltieren (Zölenteraten) ist zunächst der grüne Süßwasserpolyp (Chlorohydra viridissima, Taf. XXVII) als bekanntes Beispiel zu nennen. Er enthält grüne Algenzellen in den Zellen der Innenschicht seines schlauchförmigen Körpers. Aus diesem „Entoderm" wandern die Algen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung in die aus farblosen Ektodermzellen entstehenden Eizellen ein, so daß auf diese Weise eine Übertragung des pflanzlichen Symbionten auf die nächste Generation gesichert ist. Daß es sich auch hier um entsprechende gegenseitige Vorteile handelt, wie bei Flechten und Urtieren, ist kaum zweifelhaft. Daß die Polypen die Algenassimilate ausnutzen, geht klar aus der schon von Weismann gemachten Beobachtung hervor, wonach Chlorohydra monatelang ohne jede feste Nahrung gedeiht und sich lebhaft durch Knospung vermehrt. Bemerkenswert ist auch, daß grüne Süßwasserpolypen schneller als braune in Aquarien zur Lichtseite des Behälters wandern und so ihre Bewohner, die Algenzellen, baldigst unter die günstigsten Assimilationsbedingungen bringen. Man hat versucht, die Algen aus dem Hydrakörper zu isolieren und weiter zu züchten. Das ist jedoch mißlungen. Auch kennt man die Hydraalgen noch nicht mit Sicherheit als freilebende Wesen. Beides deutet vielleicht auf eine vollständige Anpassung der Algen an das Verhältnis zum Polypen hin. Dagegen ist es gelungen, Polypen algenfrei zu machen, indem man sie für ein paar Wochen in fünfprozentiger Glyzerinlösung kultivierte, wodurch die Algen abstarben, sowie durch andere Methoden. Nachdem die Tiere farblos geworden waren, konnte man sie mehrere Monate am Leben erhalten, ohne daß Algen wieder auftraten. Wurden sie gefüttert, so vermehrten sie sich ebenso stark durch Knospung wie normale grüne Polypen. Doch gehen sie bei mangelhafter Fütterung, im Gegensatz zu den grünen Polypen, schnell zugrunde

Andere Beispiele für Algensymbiose liefern verschiedene Seerosen sowie die Süßwasserschwämme. Doch handelt es sich bei den Seerosen wieder um gelbe Zooxanthellen (Taf. XXVII) wie bei den Radiolarien. Und schließlich sind auch die Strudelwürmer zu nennen, von denen mehrere Arten ein mehr oder weniger festes Gegenseitigkeitsverhältnis zu grünen Algen eingegangen sind, über das wir schon sehr gut unterrichtet sind. Alle diese Bündnisse zwischen Tieren und Algen beruhen offenbar auf denselben Stoffwechselbeziehungen, durch welche Tier- und Pflanzenreich auch im großen miteinander verknüpft sind. Die grünen Pflanzen als die Erzeuger organischer Substanz, die Tiere als Verzehrer; die grünen Pflanzen also als aufbauende Organismen, die Tiere als abbauende; die Pflanzen als Verbraucher, die Tiere als Erzeuger von Kohlendioxyd; die Pflanzen als Erzeuger von freiem Sauerstoff, die Tiere als Verbraucher; oder endlich, um zwei bekannte chemische Ausdrücke zu verwenden: die Pflanzen als Reduktionsorganismen, die Tiere als Oxydationsorganismen. In diesen Gegenüberstellungen spricht sich nicht nur der Gegensatz zwischen Tier und assimilierender Pflanze aus, sondern auch die gegenseitige Ergänzung dieser beiden Organismengruppen. Und diese Ergänzung bewährt sich, wie im gesamten Lebensgetriebe des Erdballs, so auch schon auf dem engen Raume der tierischen Zelle, wenn eine Algenzelle in sie eingewandert ist.

Blütenpflanzen und Pilze. Wir verlassen jetzt die Algensymbiose, um die nicht minder merkwürdige Pilzsymbiose vieler Blütenpflanzen zu betrachten. Seit dem Jahre 1885 ist es durch die Untersuchungen von A. B. Frank bekannt, daß die Wurzelspitzen unserer Waldbäume von einem dichten Filz feinster Pilzhyphen bedeckt sind, die sich der Wurzel dicht anlegen, meistens jedoch ohne in diese einzudringen. Frank hat solche Wurzeln als Pilzwurzeln oder Mykorrhizen bezeichnet. Stahl hat sodann darauf aufmerksam gemacht, daß allen Pflanzen mit Pilzwurzeln die Wurzelhaare fehlen, und er hat daraus geschlossen, daß die Pilzfäden die Rolle der Wurzelhaare übernehmen, die bekanntlich zur Aufnahme von Nährlösung aus dem Boden dienen. Das Gegenseitigkeitsverhältnis würde dann dadurch begründet werden, daß der Pilz von der höheren Pflanze Kohlenstoffverbindungen bezieht. Um zu prüfen, ob der Pilzmantel für die betreffenden höheren Pflanzen unbedingt notwendig ist, hat man Kulturen in Nährlösung mit Keimpflanzen von Rotbuchen und Tannen angestellt. Das Ergebnis war, daß die Pflänzchen eine kurze Zeit kümmerlich wuchsen, dann aber abstarben. Auch ist ja bekannt, daß eine Verpflanzung solcher Bäume mit Sicherheit nur gelingt, wenn man sie „mit Ballen" pflanzt, d. h. wenn man ihnen möglichst viele Wurzelspitzen sowie die daran haftende Erde ihres Standortes mitgibt. Das gilt nicht nur für unsere Waldbäume, wie Buchen, Eichen, Pappeln, Fichten, Kiefern, sondern auch für eine große Zahl von niederen Sträuchern, wie Heidekraut, Glockenheide, Heidelbeere, Preißelbeere, Alpenrosen usw. Welche Pilzarten es sind, die sich durch ihr Myzel mit den genannten Bäumen und Sträuchern verbinden, ist noch unbekannt. Der Pilzreichtum unserer Wälder und Heiden, der ja sicherlich zum Teil sich durch die reichliche Nahrung erklärt, welche die Pilze dort in Gestalt abgestorbener Pflanzenreste finden, scheint umgekehrt den Bäumen und Sträuchern dieser Gebiete zu ihren merkwürdigen Pilzwurzeln verholfen zu haben.

Während die Verbindung des Pilzbewuchses mit der Wurzel der genannten Bäume eine meistens nur äußerliche ist, dringt der Pilz bei zahlreichen anderen Pflanzen, z. B. den Orchideen, den Pirolazeen, den Heidekrautgewächsen und den Enzianen in die Rindenzellen der Wurzeln ein, die dann mit dichten Knäueln von Pilzfäden erfüllt sind. Aber das Schicksal des Pilzes ist in diesem Falle ein ganz anderes als bei den Pilzüberzügen an den Wurzeln unserer Waldbäume, denn, wenn er tiefere Zellschichten erreicht hat, so gewinnen diese Zellen die Kraft, ihn zu vernichten und zu verdauen. Dadurch aber erschließt die höhere Pflanze sich eine Nahrungsquelle, deren Bedeutung besonders klar wird, wenn wir solche Formen betrachten, die wie die Nestwurz (Neottia) und die Korallenwurz (Coralliorhiza) blattlos und chlorophyllfrei, somit zum Aufbau organischer Verbindungen aus dem Kohlendioxyd nicht mehr befähigt sind. Sie machen durchaus den Eindruck von Schmarotzern, wie wir sie bereits in einem früheren Abschnitte kennen lernten, und doch stehen sie außer jeder Verbindung mit anderen höheren Pflanzen. Sie sind offenbar vollständig zu Kostgängern ihrer Mykorrhiza geworden. So geht also das symbiontische Verhältnis schließlich in ein *parasitisches* über, das hier besonders überraschend wirkt, weil es ausnahmsweise die höhere Pflanze ist, die auf einem Pilze schmarotzt, der noch dazu anfangs wie ein Parasit in ihre Wurzelzellen eindringt. Ähnlich verhält sich unter unseren heimischen Pflanzen auch noch der chlorophyllose Fichtenspargel (Monotropa) unserer Wälder, dessen Wurzeläste bis zur fortwachsenden Wurzelspitze mit einem dichten Pilzmantel bekleidet sind. Auch hier ist es also der Pilz, der, angelockt durch die Wurzel der höheren Pflanze, sich nahrungssuchend auf ihr ansiedelt, dann aber dazu verurteilt wird, dieser Pflanze, die selbst weder zur Assimilation noch zur Ausbeutung der Humussubstanzen befähigt ist, die massenhaften organischen Nährstoffe des Waldbodens „mundgerecht" zu machen.

Bakteriensymbiosen. Kehren wir von dieser nachträglichen Abschweifung auf das Gebiet des Parasitismus zur eigentlichen Symbiose zurück, so ist hier der Ort, um nun auf die weitverbreiteten *Bakteriensymbiosen* hinzuweisen und vor allem noch einmal an die merkwürdige und für die landwirtschaftliche Praxis so bedeutungsvolle Vereinigung der Stickstoff- oder Knöllchenbakterien mit den Wurzeln der Schmetterlingsblütler (Papilionazeen) zu erinnern. Wir haben das Thema bereits im Abschnitte über „die Grundlagen des Lebens" behandelt, und so kann es hier genügen festzustellen, daß es sich dabei um eine Symbiose handelt, die durch den Zerfall der überfütterten und unförmlich angeschwollenen Bakterien sehr an die soeben behandelte „Umstellung" der Symbiose in einseitigen Parasitismus erinnert (Abb. 30).

Symbiose zwischen Tieren. Nachdem wir im Vorstehenden einige bemerkenswerte Fälle von Symbiose zwischen Pflanzen sowie zwischen Tier und Pflanze behandelt haben, bleibt uns jetzt noch die Betrachtung der *Symbiose im Tierreich* übrig. Die bekanntesten — und man kann wohl sagen: die berühmtesten — Beispiele dafür sind die Fälle von Zusammenleben gewisser *Einsiedlerkrebse* (Paguriden) mit verschiedenen *Pflanzentieren* oder Zölenteraten, vor allem mit *Seerosen* (Aktinien). Einsiedlerkrebse sind bekanntlich zehnfüßige Krebse (Dekapoden) aus der Gruppe der Langschwänze, also unserem Flußkrebs verwandt. Sie haben

jedoch die merkwürdige Gewohnheit angenommen, ihren Hinterleib in Höhlen zu verbergen, und zwar benutzen die meisten Arten dafür leere Schneckengehäuse, die sie beim Heranwachsen von Zeit zu Zeit mit größeren Schalen vertauschen. Ihr Hinterleib ist im Zusammenhang damit weichhäutig geworden, d. h. die starke Chitinpanzerung, wie sie z. B. dem Hinterleib des Flußkrebses zukommt, ist rückgebildet. In der Form paßt sich der Hinterleib ganz den Spiralwindungen des Gehäuses an. Da aber schon der junge Krebs, der noch keine Schale bezogen hat, einen unsymmetrischen Hinterleib aufweist, da ferner gewisse Hinterleibsanhänge zu hakenförmigen Organen zum Festhalten des Gehäuses ausgebildet sind, so geht daraus hervor, daß das Beziehen eines Gehäuses bei den Einsiedlerkrebsen bereits zu einer erblichen Eigentümlichkeit geworden ist. In der Nordsee und der westlichen Ostsee lebt als bekannter Vertreter der Paguriden der Bernhardskrebs (Eupagurus bernhardus), der im erwachsenen Zustande meistens die großen Schalen des Kinkhorns (Buccinum undatum) bewohnt, während jugendliche Bernhardskrebse noch an den Schalen kleinerer Schneckenarten Genüge finden. Nicht selten kommt es nun vor, daß sich auf dem Gehäuse eines jungen Krebses ein Kieselschwamm (Suberites domuncula) ansiedelt. Wenn dann dieser Schwamm heranwächst, so tritt bald der Fall ein, daß er über den Mundrand des Schneckengehäuses hinauswächst. Die fortwährenden Bewegungen des ebenfalls heranwachsenden Einsiedlers verhindern jedoch im allgemeinen ein vollständiges Umwachsen des Krebses, sie erzeugen vielmehr in dem Schwamme eine spiralige Höhlung, die dem Einsiedlerkrebs nun als Wohnhöhle dient, während das kleine Schneckengehäuse, das man im Schwamme stets noch nachweisen kann, seine Bedeutung verloren hat. Auf diese Weise sind dem Krebse die Mühen und Gefahren eines mehrmaligen Umziehens abgenommen, während der Schwamm dabei den Vorteil genießt, daß er durch seine Ansiedlung auf dem beweglichen Krebse vor Verschlammung und Versandung geschützt ist. Man wird also schon dieses Zusammenleben als Symbiose auffassen dürfen (Abb. 351).

Weit übertroffen wird aber dieses Gegenseitigkeitsverhältnis von der Symbiose zwischen Einsiedlern und Seerosen. Als Beispiele dafür seien zwei solche Genossenschaften des Mittelmeeres betrachtet, die beispielsweise auch im Golfe von Neapel vorkommen, wo die berühmte, aus deutscher Tatkraft entstandene Zoologische Station unter anderem auch verschiedenen Forschern Gelegenheit zum Studium der Einsiedlersymbiosen gegeben hat. Die beiden in Frage kommenden Seerosen gehören der Familie der Sagartiiden an, die sich dadurch auszeichnet, daß die zu Verteidigung und Angriff dienenden mikroskopischen Giftwaffen, die „Nesselkapseln", sich nicht nur an den Fangarmen (Tentakeln) finden, sondern auch an fadenförmigen Anhängen der strahlig angeordneten Scheidewände (Septen) des Tieres. Diese Fäden, „Akontien" genannt, können durch besondere Öffnungen der Körperwand oder auch durch die Mundöffnung nach außen geschleudert werden. Ihre Wirkung ist so stark, daß Raubfische und Tintenfische keinen der Schale beraubten Einsiedlerkrebs fressen, wenn an ihm Akontien einer Seerose haften. Die erste zu besprechende Art ist die „Schmarotzerrose" (Sagartia parasitica) (Abb. 350). Sie ist im ausgewachsenen Zustande ein ansehnliches Tier mit säulenförmigem Körper von 9 cm Höhe und 4 cm Durchmesser und bis mehr als 700 Tentakeln. Mehrere

Die Symbiose des Einsiedlerkrebses Eupagurus Prideauxii mit der Seerose Adamsia
(nach Originalpräparaten des Verfassers).

1 Junge Adamsia. 2 Etwas älteres Tier mit Fußlappen. 3 Einsiedler, der auf seiner Schneckenschale eine erwachsene Adamsia trägt (die Fußlappen stoßen oben zusammen, einige Verteidigungsfäden sind ausgestoßen). 4 Dasselbe Tier auf den Rücken gelegt, um den Tentakelkranz der Adamsia zu zeigen. 5 Die Adamsia hat ihren Vorderrand über den Schalenrand vorgeschoben. 6 Sie hat mit einem Teil des Hinterrandes die Schale verlassen. 7 Eine Schneckenschale, die von einer Adamsia verlassen ist (Versuchsergebnis); rechts die hornige Schalenerweiterung.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

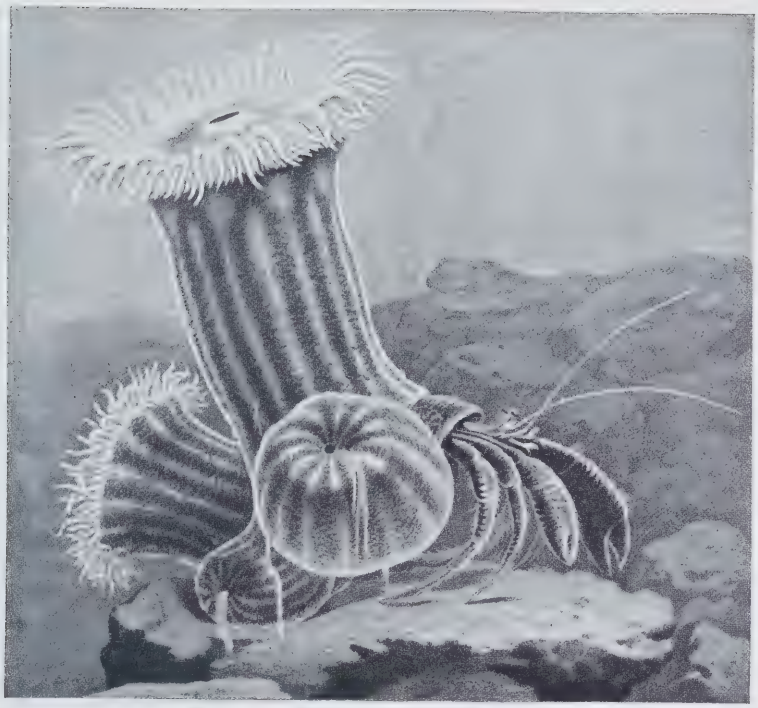


Abb. 350. Der „gestreifte Einsiedler“
mit drei „Schmarotzerrosen“ auf seiner Schneckenschale.

größere Krebse, so z. B. den im Mittelmeere häufigen gestreiften Einsiedler (Pagurus striatus), findet man mit dieser Seerose vergesellschaftet; oft trägt die Schale sogar mehrere dieser prächtigen „Pflanzentiere“. Jugendliche Sagartien findet man jedoch nicht nur auf den Schalen der Einsiedler, sondern auch an Felsen und an Seegras, und von hier scheinen sie, wenn sie nicht etwa schon von vornherein sich auf dem Einsiedler angesiedelt hatten, auf den Krebs überzuwandern. Aquarienbeobachtungen haben wenigstens gelehrt, daß ein „lediger“ Pagurus, der auf seinen Wanderungen auf eine „ledige“ Sagartia stößt, durch sanftes Streicheln die Seerose zum Loslösen ihrer Fußscheibe und zur Überwanderung auf das Haus des Krebses veranlaßt, und es ist also außer Frage, daß beide Tiere einen ererbten Trieb zur Genossenschaftsbildung besitzen. Der Vorteil dieser Lebensgemeinschaft für den Krebs ist leicht zu erkennen. Er liegt in dem fast unbedingten Schutze, der ihm durch die Tentakeln und Akontien seiner Genossin zuteil wird. Kein Tintenfisch (Octopus) z. B. wird es wagen, seine Kunst, den Krebs mittels der Saugnäpfe gewaltsam aus der Schale zu ziehen, an einem so gut bewehrten Einsiedler zu üben. Die Seerosen aber, die ja nur über eine langsame, schneckenhafte Ortsbewegung verfügen, werden durch den umherwandernden Krebs, der vielfach bei der Nahrungssuche den Untergrund aufwühlt, unter die günstigsten Ernährungsbedingungen versetzt.

Weit wunderbarer aber ist das Verhältnis der Mantelrose (Adamsia palliata, Taf. XXVIII) zu ihrem Genossen, dem Eupagurus Prideauxii, der übrigens

erheblich kleiner ist als Pagurus striatus. Diese Seerose weicht als entwickeltes Tier in der Körperform von allen anderen Aktinien in auffallendster Weise ab. Das beste Bild davon erhält man durch Verfolgung ihrer Entwicklung. Die Ansiedlung auf der vom Paguriden bewohnten Schale erfolgt nach den Beobachtungen des Schreibers dieser Zeilen fast immer nahe der Schalenöffnung an der Unterseite, d. h. derjenigen Seite, welche, wenn die Schale vom Krebs bewohnt ist, dem Boden zugekehrt wird. Nur ganz vereinzelt trifft man die Aktinie — und dann auch nur als ganz junges Tier — an anderen Stellen der Schale. Auffallend ist, daß man von ausgewachsenen Adamsien immer nur eine antrifft, während junge Tiere nicht selten zu zweien oder — seltener — zu dreien auf einer Schale vorkommen. Das erklärt sich wohl daraus, daß eine nahe den Mundwerkzeugen des Einsiedlers sitzende Adamsia am schnellsten wachsen wird, da sie hier an den Mahlzeiten des Krebses teilnehmen kann, und daß sie die ungünstiger sitzenden Artgenossen früher oder später verdrängt. Mit dem merkwürdigen Ansiedlungstrieb der Adamsia (an der Unterseite des Gehäuses) hängt nun zunächst ohne Zweifel zusammen, daß ihr Körper von vornherein weit flacher ist als bei anderen Seerosen. Er bildet nicht eine hohe Säule, wie bei Sagartia parasitica, sondern hat mehr die Form einer fast kreisrunden Scheibe mit dem kreisförmigen Tentakelkranz in der Mitte. Aber an diese unzweifelhafte erste Anpassung an den ungewöhnlichen Ansiedlungsort schließen sich beim Heranwachsen noch mehrere andere. Zunächst wächst das Tier quer zur Gehäuseachse stärker als nach den anderen Richtungen und bildet so, an der Öffnung der Schale entlang wachsend, zwei „Fußlappen" aus, welche schließlich an der Oberseite zusammenstoßen, so daß das Tier schließlich wie ein Ring das Gehäuse umgibt. Dabei hat der Tentakelkranz ebenfalls seine Kreisform verloren und ist stark gestreckt worden. Untersucht man nun große Stücke der Adamsia, während sie auf der Schale sitzen, so fällt auf, daß sie an ihrem Vorderrande, wenn man dort einen Druck ausübt, nachgeben, daß sie also offenbar über den Rand der Schale vorgerückt sind und die Schale damit beträchtlich vergrößert haben. Eine nähere Untersuchung lehrt dann weiter, daß die vorrückende Seerose aus ihrer Unterseite eine mit dem Schalenrand verklebte, dünne Hornmembran ausgeschieden hat, welche sie in dem Maße vergrößert, wie ihr Vorderrand weiter vorrückt. Da man bisweilen Stücke findet, bei denen sogar ein Teil ihres Hinterrandes jenseits des Schalenrandes liegt, so folgt daraus, daß es sich nicht nur um ein Weiterwachsen, sondern auch um ein kriechendes Vorrücken handelt, wobei die selbstgebildete Hornmembran als Unterlage dient. Es ist also ohne Zweifel ein Trieb zum Vorwärtskriechen bei der Adamsia vorhanden, offenbar ausgelöst durch das Heranwachsen des Krebses.

Welchen Sinn aber hat das alles? Zunächst ist klar, daß die ringförmig gewordene Seerose ihre Befestigungsart verbessert hat. Da aber die Fußlappen auch Akontien auszustoßen vermögen, so hat der Krebs durch diese Entwicklung seiner Genossin gleichzeitig an Schutz gewonnen. Das Vorwärtswachsen und Vorrücken der Seerose ferner vergrößert dem Krebse das Gehäuse, so daß er, ähnlich wie der mit dem Suberites-Schwamm verbundene Bernhardskrebs, des gefahrvollen Umzuges überhoben ist. Zwar können die Seerosenfußlappen in mechanischer Beziehung keinen Ersatz für die fehlende Schale bieten, aber durch die Akontien ist ihr Schutz gegen

Feinde wirksamer als derjenige der festesten Schale. Die Vergrößerung der Krebswohnung durch die Adamsia aber übertrifft den ursprünglichen Raum der Schneckenschale schließlich um ein Vielfaches, so daß der größte Teil des Krebses nur noch von der weichen Seerose nebst ihrer Hornschicht umhüllt wird. Sollte nun aber doch einmal ein Zeitpunkt kommen, wo die Adamsia ihre Höchstleistung in bezug auf Schaffung von Wohnungsraum für den Krebs erzielt hat, der Krebs aber noch weiterwächst, so ist auch für diesen Fall gesorgt. Wie oft das tatsächlich unter natürlichen Bedingungen vorkommt, wissen wir nicht, wahrscheinlich tritt diese Notlage nur sehr selten ein. Wie sie überwunden werden kann, lehrt ein hübsches Experiment,

Abb. 351. Einsiedlerkrebs (Eupagurus),
dessen Schneckenschale von einem Kieselschwamm (Suberites) umwachsen und vergrößert ist.
Zu S. 544.

das zuerst Eisig an der zoologischen Station in Neapel ausgeführt und im Jahre 1882 beschrieben hat. Es ist vom Schreiber dieser Zeilen mit dem gleichen Erfolge wiederholt worden. Man nimmt einen Eupagurus aus seiner mit der Adamsia besetzten Schale heraus, verstopft die Schale mit Leinewand oder Filtrierpapier und bringt den Krebs, die alte Schale und ein neues, leeres Gehäuse ohne Aktinie in das Aquarium zurück. Zuerst bemüht sich nun der Krebs, die Leinewand aus der alten Schale zu entfernen. Wenn ihm das nicht gelingt, bezieht er die neue Schale und richtet seine Bemühungen auf die Übersiedlung der Adamsia. Zunächst betastet er die Genossin mit seinen Scheren. Dabei zeigt diese ein ganz auffallendes Verhalten. Während sie bei unsanfter Berührung mit der Pinzette des experimentierenden Zoologen ihren Tentakelkranz einzieht und ihre Akontien ausstößt, antwortet sie auf die „Zudringlichkeit" des Krebses durch keinerlei feindliches Zeichen. Während es ferner dem Experimentator schwerlich gelingen wird, eine lebende Mantelrose unverletzt von der Schneckenschale zu lösen, wird der Trieb zum Festhalten dem

Krebse gegenüber gehemmt, ja, es findet wohl gar eine freiwillige Ablösung von der Unterlage statt. Dann aber ergreift der Krebs seine Genossin und drückt sie mit seinen Beinen gegen die Unterseite des Gehäuses; die Seerose richtet ihre anfangs schlaff herunterhängenden Fußlappen hoch, um sie oben über die Schneckenschale zu legen, und nach einer Stunde etwa ist alles wieder im richtigen Geleise. Das Bemerkenswerte an diesen Beobachtungen ist, außer dem offenkundigen Vereinigungstrieb des Krebses, bei der Mantelrose das „entgegenkommende" Verhalten, das sich in der Hemmung mehrerer ererbter Triebe äußert. Es sei übrigens noch erwähnt, daß spätere Beobachtungen anderer Forscher alles Wesentliche des soeben Geschilderten bestätigt haben mit der Ergänzung, daß z. B. Faurot bei seinen Versuchen heftige Kämpfe „lediger" Eupaguren um eine „ledige" Adamsia erzielt hat. Auch sei noch hinzugefügt, daß die Ausführung des Eisigschen Versuches mit einem älteren Krebse, dessen Adamsia bereits über den Vorderrand des Gehäuses vorgerückt ist, Gelegenheit bietet, um die erwähnte Hornmembran in ihrer Verbindung mit der Schale zu sehen und zu untersuchen (Taf. XXVIII); denn die Mantelrose läßt diese Membran zurück, wenn sie durch den Krebs auf das neue Gehäuse übertragen wird.

Wir haben die Adamsia-Symbiose besonders ausführlich geschildert, weil sie den Höhepunkt in der Entwicklung des Genossenschaftslebens von zwei Tieren darstellt. Es ist aber von Interesse zu sehen, daß unter den Pflanzentieren nicht nur die hochentwickelten Seerosen, sondern auch die bedeutend tieferstehenden Hydroidpolypen, nämlich die stockbildenden Verwandten unserer Süßwasserpolypen, Bündnisse ähnlichen Charakters mit Einsiedlerkrebsen eingehen. Eine der in Frage kommenden Arten, Podocoryne carnea, lebt im Mittelmeere, eine zweite, Hydractinia echinata, dagegen in der Nordsee, beide hauptsächlich auf den Schalen von Einsiedlerkrebsen. Als eine dritte Art von ähnlichen Eigenschaften sei Hydractinia sodalis, eine japanische Art, genannt (Abb. 352). Alle diese Arten bewohnen fast immer Schneckenschalen, die einen Einsiedlerkrebs beherbergen. Die Polypenstöcke ragen nicht baumförmig verästelt von der Schale empor, sondern bilden auf der Schale ein dichtes Geflecht, das durch Chitinausscheidung zu einer die Schneckenschale überziehenden Kruste wird, von der sich die einzelnen Polypen erheben. Diese letzteren zerfallen in „Freßpolypen" mit Mund und Tentakelkranz sowie Fortpflanzungspolypen ohne Mund und mit reduziertem Tentakelkranz; die letzteren erzeugen die Geschlechtstiere, die aber bei Hydractinia rückgebildet sind und sich nicht mehr als Medusen (Quallen) ablösen, während Podocoryne noch freie Medusen bildet. Zwischen den zarten Polypen erheben sich von der Chitinkruste her stachelartige Fortsätze (bei Hydractinia sodalis noch mit Polypen besetzt), zwischen denen die Polypen, wenn sie sich zusammenziehen, Schutz suchen können; eine Einrichtung, von der sie immer dann Gebrauch machen müssen, sobald der Einsiedler bei seinen Wanderungen mit der Schale gegen feste Gegenstände stößt. Aber zu diesen Bildungen, von denen die zuletztgenannte wohl schon als Anpassung an das Leben auf der bewegten Schneckenschale gelten muß, kommt noch zweierlei hinzu, was nun tatsächlich einen bedeutenden Gewinn für den Krebs bedeutet. Erstens bildet sich außer den Freß- und Fortpflanzungspolypen noch eine dritte, mundlose Polypenform aus, die man „Wehrpolypen" nennen kann. Sie stellen Fäden mit verkümmerten

Tentakeln dar, welche mit Batterien von Nesselzellen versehen sind, und können schnellschlagende Bewegungen ausführen. Das Merkwürdigste aber ist ihre Anordnung; sie stehen nämlich nur am Schalenrande, also dort, wo der schutzbedürftige Krebs herausschaut, und es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß ihre Nesselkapseln ihm einen trefflichen Schutz gewähren. Darin äußert sich eine ganz augenfällige Anpassung an das Genossenschaftsleben, denn, um die Hydraktiniakolonie als Ganzes zu beschützen, müßten die Wehrpolypen über die ganze Kolonie verteilt sein, was aber nicht der Fall ist. Die zweite Anpassung zugunsten des Krebses stellt eine ganz

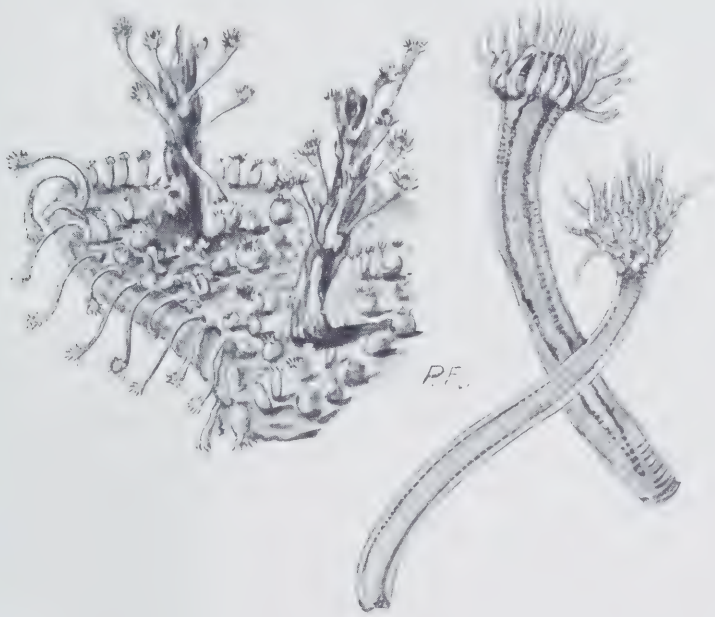


Abb. 352. Teil eines Stockes von Hydractinia sodalis, vom Rande der Schneckenschale eines Einsiedlerkrebses. Links eine Reihe von Wehrpolypen. Rechts oben Freßpolyp, unten mundloser Wehrpolyp (beide stärker vergrößert) (nach Stechow).

überraschende Parallelerscheinung zu der Gehäusevergrößerung durch Adamsia dar. Die erwähnte Chitinkruste des Polypenstockes wächst nämlich über den Rand der Schneckenschale hinaus, vergrößert dem Krebse seine Wohnung und macht einen Umzug unnötig. Dabei ist allerdings zu beachten, daß diese Verhinderung des Umzuges auch sehr im Interesse des Polypen liegt; denn der Tierstock würde auf der nicht mehr im Besitze des Krebses befindlichen Schale sehr bald versandet, verschlammt und vernichtet werden, falls nicht etwa ein anderer Einsiedler von dem leeren Hause Besitz ergreift und damit den Polypenstock rettet.

Auch diese Symbiose haben wir zwar nicht erschöpfend, aber doch mit einiger Genauigkeit betrachtet, weil — wenigstens bei dem einen Partner — hochgradige Anpassungen an das Genossenschaftsleben nachweisbar sind, vor allem aber auch deshalb, weil hier mit ganz anderen Mitteln das gleiche Ergebnis, nämlich Gehäusevergrößerung und Umzugsverhinderung, erreicht wird. Besonders auffällig werden

diese Anpassungen im letztbehandelten Falle dadurch, daß es sich bei den Hydroidpolypen um Tiere handelt, bei denen man noch weniger als bei den Aktinien geneigt sein wird, psychische Erscheinungen zur Erklärung des Zusammenlebens und vor allem der Entwicklung dieses Zusammenlebens anzunehmen.

Rückblick und Ausblick.

Wir haben versucht, die Wege, die das Leben wandelt, in ihren mannigfaltigen Verzweigungen zu verfolgen, haben gesehen, wie die Organismen, zuerst in ihrer Entwicklung weit auseinandergehend, in vielen Fällen sich doch wiederfanden, um sich unter Ausbildung eines gemeinsamen Gleichgewichtszustandes zu gemeinsamem Leben zusammenzuschließen, weil sich herausstellte, daß sie sich gegenseitig in ihren Bedürfnissen und Leistungen ergänzen. Die Erscheinungen der Symbiose waren das augenfälligste Beispiel dafür. Aber dieser Vorgang der Vergesellschaftung geht tatsächlich weit über solche Einzelfälle hinaus. Jede irgendwie abgeschlossene Lebensstätte, ob es nun eine Austernbank, ein Korallenriff, ein Binnensee oder ein Wald sei, finden wir besiedelt von einer durch lange Zeiträume hindurch sich gleichbleibenden Pflanzen- und Tierwelt, die aus einer begrenzten Anzahl von Arten und Individuen besteht. Wir können diese Beständigkeit in der Zusammensetzung der Bevölkerung einer Lebensstätte nicht anders deuten, als daß wir uns vorstellen, auch hier herrsche ein *Gleichgewicht* zwischen den mit verschieden gerichteten Bedürfnissen begabten Organismengruppen, wie wir sie als Produzenten organischer Substanz und Konsumenten derselben, oder als Raubtier und Beutetier erkannt haben. Eine solche verwickelte Lebensgemeinschaft höherer Ordnung, die man „*Biozönose*" genannt hat, umfaßt natürlich eine große Zahl jener einfacheren Vergesellschaftungen, die wir in unseren bisherigen Betrachtungen kennen lernten. Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Gliedern einer Biozönose ist freilich nur ein loser, er ist ja vor allen Dingen meistens nicht von körperlicher Art, aber er ist deshalb doch mehr als ein Produkt menschlicher Betrachtungsweise und kann auf Wirklichkeit Anspruch erheben. Wir kommen so zu der Vorstellung, daß auch eine Lebensgemeinschaft dieser verwickelteren Art eine *Lebenseinheit* genannt werden kann, insofern sie in sich die Bedingungen des Weiterbestehens enthält, so lange gewisse außer ihr liegende Bedingungen unverändert bleiben.

Aber wir können diesen Gedanken noch weiter verfolgen. Was kann uns hindern, die doch auch durch lange Zeiträume hindurch im Durchschnitt sich gleichbleibende Bevölkerung des Meeres als eine gewaltige, weit verzweigte Genossenschaft aufzufassen, da schließlich alle einzelnen Lebensstätten, aus denen diese Gesamtheit besteht, wieder ihre nachbarlichen Beziehungen haben! Was aber dem Meeresleben zugestanden werden muß, wird man dem Festlandsleben nicht verweigern können, und in logischer Fortbildung solcher Gedanken wird uns die ganze lebende Natur mit den tausendfältigen Wechselbeziehungen ihrer einzelnen Glieder schließlich zu einer erdumspannenden Einheit. Man wende nicht ein, daß gar manche Organismen ganz auf sich selbst gestellt zu sein scheinen, wie etwa die der Konkurrenz entzogenen Wüstenpflanzen. Bei genauerem Hinsehen werden wir doch überall Beziehungen zu anderen Organismen entdecken. Vor allem aber sei nicht vergessen,

daß in der Vergangenheit alle heute getrennt erscheinenden Zweige des Lebensbaumes sogar in entwicklungsgeschichtlichem Zusammenhange gestanden haben, woraus sich das stärkste Argument für die Einheit der lebenden Natur ergibt. Man wende auch nicht ein, daß in der Natur ein harter, unerbittlicher Kampf herrscht, und daß der Begriff des Kampfes dem der Einheit widerspricht. Ist nicht auch im lebenden Individuum der „Kampf der Teile" ein wichtiges Mittel der Selbstgestaltung? Wird nicht beispielsweise das ursprüngliche Knorpelgewebe des Wirbeltierskelettes bei den höheren Wirbeltieren in der Entwicklung eines jeden Individuums durch fressende und kämpfende Zellen beseitigt, um dem Knochengewebe Raum zu schaffen? In der Tat: das, was wir Menschen „Kampf" nennen, ist im letzten Grunde doch nur ein notwendiges Attribut des Lebens. Kampf der Teile herrscht bereits in der Zelle und herrscht im vielzelligen Individuum. Wie sollte er in der größten Einheit des irdischen Lebens also fehlen können!

Es hat Denker gegeben — erinnert sei nur an den tiefsinnigen Gustav Theodor Fechner, den Verteidiger der Pflanzenseele! —, die noch einen Schritt weiter taten und das, was der Menschengeist als organisches und anorganisches Sein und Leben fein säuberlich zu trennen pflegt, in kühner Synthese zu einer noch höheren Einheit verbanden. Die Erde ein lebender, ja ein beseelter Organismus, und in folgerichtiger Erweiterung sogar die Welt! Doch solche Gedankenbahnen führen weit ab vom Forschen und Wissen und tief hinein in das Reich des Glaubens und Dichtens, dieser beiden Funktionen des menschlichen Geistes, durch die der Mensch sein Weltbild abzurunden bestrebt ist.

* * *

Regiſter.

Abarten 164
Abbauerſcheinungen 60
Abdrücke 207
Abietineen 226, 237
Abnutzungstheorie 34
Abſenker 104
Abſtammungslehre 164
Acacia 360
Acanthodi 288
Acer 459
Achatinelliden 404
Achlya 106
Achromatin 22
Acipenseridae 289
Acrania 286
Acrosalenia 264
Actinia 438
Adamsia 545
Adansonia 360
Aepyornis 408
Affenbrotbaum 360
Afterklauen 175
Agaven 358, 420
Akazien 327, 409
Aktinomorphie 458
Aktive Anpaſſung 181
Alekterolophus 512
Alethopteris 222
Algenpilze 112
Algenzeit 210, 211
Alisma 372
Allantois 153, 154
Allosaurus 300
Alnus 375
Alpenerle 375
Alpenheide 375
Alpenmatten 375
Alpenroſe 375
Alpine Inſekten 402
Altzeit der Erde 209
Amazonenpapagei 417
Amblypoda 309
Ameiſen 286, 391, 527
Ameiſenfreſſer 395
Ameiſengärten 524, 535
Ameiſenſtaat 522
Amioidei 290, 292
Ammoniakgärung 68
Ammoniten 41, 273, 319
Ammonoidea 274
Ammophila 370
Amnion 153, 154
Amöben 8, 14, 512, 541
Amphiastraeidae 253
Amphibia 294
Amphibiſche Lebensweiſe 396
Amphimixis 143, 202
Amphineura 266
Amphioxus 82
Amphipoda 280, 436
Anabaena 540
Anabas 399
Anaea 500
Anaerobe Organismen 67
Ananas 419
Anaspida 287, 297
Anastatica 365
Ancylostomum 513
Angioſpermen 118, 233
Animalkuliſten 140
Aniſogamie 138
Anisomyaria 268
Annularia 217
Anopheles 513
Anseres 397
Antedonidae 261, 266, 318
Anthere 118
Antheridien 112, 113
Anthophora 485
Anthracotheriidae 311
Antiarchi 288
Antikörper 72
Antilope 403
Antipoden 121
Antitoxine 73
Apogamie 128, 130
Aporrhais 270
Appendikularien 489
Apteryx 413
Aptychen 275
Apus 279
Äquationsteilung 125
Äquatorialplatte 24
Arachnoidea 283
Araneae 286
Aras 417
Araucarie 223, 226
Archaeoceti 307
Archaeocyathidae 255
Archaeornis 302
Archäopterisflora 214
Archegoniaten 113
Archegonien 113, 120
Archipterygium 288
Arctostaphylus 421
Arenicola 435
Argonauta 277
Aristolochia 461
Arktiſche Pflanzen 336
Armfüßer 256
Aronſtab 462
Artbegriff 168
Artentod 40
Arthropoda 277
Artikulaten 217
Artiodactyla 311
Arve 241, 375
Ascaris 126, 513
Aspidium 113
Aspidobranchia 271
Aspidosoma 262
Asplenium 103, 350
Aſſeln 280
Aſſimilation 9, 42
Asteriscus 365
Asternata 264
Aſterocalamiten 215, 217
Asteroidea 262
Asterophyllites 217
Asterozoa 261
Astragalus 492
Astroides 439

Aſzidien 439
Atavismus 194
Atemeles 536
Atemwurzeln 345
Atmung der Pflanzen 64
— der Tiere 60
Atolle 441
Atrophie 33
Atrypidae 258
Atta 491, 528
Augenblaſen 78
Augentierchen 85
Augentroſt 512
Auluroidea 261
Ausläufer 103
Auſtern 268, 438
Auſtralien, Lebewelt 409
Autogamie 459
Automatiſche Tätigkeiten 80
Autotroph 54
Auxoſporen 110
Aves 301
Aviculidae 268
Aye-Aye 408
Azoikum 209
Azolla 540
Azygoſporen 129

Bacillus 502
Baiera 225
Baikalſeefauna 407
Bakterien 33, 510
Bakterienſymbioſen 543
Balanidae 279
Balanus 438
Balzen 467
Bandwürmer 513, 517
Baobab 360
Bärentraube 421
Bärlappe 216
Bärlappgewächſe 218
Barten 488
Bartenwale 307
Bärtierchen 31
Basommatophora 270
Baſtarde 190
Batoidei 289
Bauchſammler 453
Bauchſpeicheldrüſe 71
Baumgrasſteppe 359
Baumheide 357
Bautätigkeit der Inſekten 523
Bedecktſamige 233
Beerentang 433
Befruchtung 140, 149
— der Blütenpflanzen 122
Begattung 147, 148
Beggiatoa 65
Begonia 105
Begriff des Lebens 3
Belemniten 273
Belemnoidea 274, 319
Bellerophon 272
Bellinurus 282
Bennettiteen 229
Benthos 432
Bergkiefer 241, 375
Beriberi 72
Bernhardskrebs 544
Bernſtein 208
Bernſteinſchnecken 399
Berührungsreize 97
Beſenginſter 330, 357
Beſenheide 368
Betula 242, 421
Beutelſäuglinge 482
Beutelſtrahler 260
Beuteltiere 411, 417
Bidens 342
Bienen 286, 455
Bienenvolk 522
Bildung der Stärke 49
Billengsella 257
Binnendünen 371
Binſen 372
Bioblaſten 21
Biogenetiſches Grundgeſetz 177
Biogeographie 323
Biophoren 21
Biozönoſe 550
Birgus 470
Birkenwald 344
Bitterling 470
Blaſenfüße 453
Blaſentang 112
Blastoidea 260
Blattgrün 43
Blattläuſe 538
Blattnaſen 415
Blattoidea 284
Blattrollen 473
Blattſchmetterlinge 501
Blattſchneiderameiſen 491, 528
Blaualgen 106
Bleichſucht der Pflanze 43
Blinddarm 176
Blumenfliege 381, 470, 507
Blumenkrone 117
Blumenpflanzen 233
Blütenduft 452
Blütenfärbung 450
Blütenpflanzen 117
Blütenſtände 450
Blütenſtaub 453
Blut 59, 62
Blutegel 513
Blutkörperchen 64
Boden und Pflanzen 337
— und Tierwelt 381
Bohrmuſcheln 268, 438
Bohrſchwämme 438
Borasus 359
Borke der Bäume 71
Borſtenwürmer 438
Bos 312
Bothriocephalus 519
Bothriocidaris 263
Bothrodendrazeen 220
Bovenia 242
Brachiopoda 256, 317, 318, 320
Brachſenkraut 220
Bradypus 416
Branchiopoda 279
Brasenia 242
Braunalgen 431
Braunkohlenflora 237
Brauntange 112
Breitnaſen 415
Brombeere 241
Bromus 361
Brotfruchtbäume 235
Brotſchimmel 111
Brückenechſe 298
Bruſtſäuglinge 482
Brutknoſpen 103
Brutkörper 540
Brutparaſitismus 483
Brutpflege 37, 146, 147, 150, 154, 469
Brutplätze 398
Bryozoen 255, 378, 439
Buccinum 544
Buchenwald 344
Buchloë 362
Büffelgras 362
Bürſtenſpinner 465
Buſchgrasſteppen 360
Butomus 372

Caatingas 355
Cakile 338
Calamarien 215
Calamiten 215, 217
Calamus 349
Calappa 435
Calceola 252
Callipteris 225
Calluna 335, 368
Camelidae 301
Camptopteris 231
Canidae 307
Canna 418
Capparis 365
Capulidae 271
Cardium 435
Carex 371
Carnivora 306
Casuarius 413

Cavicornia 312
Cecropia 525
Centetes 408
Cephalaspidomorpha 287
Cephalopoda 273
Ceratium 442
Ceratodus 292, 413, 417
Cereus 330, 367
Cervicornia 312
Chaetopoda 255
Chalicotheriidae 310
Chamäleon 388, 408
Chamiden 267
Cheilostomata 256
Cheimatobia 465
Chemotaxis 84
Chiromys 408
Chiroptera 306
Chitin 54
Chiton 438
Chlamydera 413
Chlamydodera 467
Chlorellen 541
Chlorohydra 541
Chlorophyll 43, 50
Chlorophyllin 50
Chlorophyllträger 49
Chlorophyzeen 431
Chondrostei 289
Chromatin 22
Chromatophoren 498
Chromosomen 24
Chylusschlauch 58
Cidaris 263, 265
Cidaroidea 264
Cinchona 420
Cinnamomum 239
Cirripedia 279
Cistus 357
Citrullus 366
Cladonia 368, 370
Cladophora 106
Cladoselache 288
Clathropteris 231
Clione 489
Clypeastroidea 264
Cnidaria 251
Coleoptera 285
Colletia 360
Condylarthra 309
Conulariae 254
Conularioidea 317
Coralliorhiza 543
Cordaiten 222
Cotylosauria 295, 300
Craniidae 257
Crassula 503
Credneria 236
Creodontia 306, 414
Crinoidea 260, 317
Crocodilia 298
Crocus 361
Crossopterygii 293
Crura 258
Crustacea 278
Cryptostemma 423
Ctenobranchia 271
Ctenodonta 267
Cupressus 357
Cuscuta 511
Cycadeengewächse 228
Cycadofilices 221
Cycadophyten 223, 228
Cycadopteris 230
Cycas 118, 228, 409
Cyclobranchina 271
Cyclops 474
Cyclostomata 286
Cynognathus 296
Cynopithecidae 315
Cystoidea 260, 317

Danais 385
Darmzotten 58
Darwinismus 167
Darwins Theorie 182
Dasypus 391
Dattelmuschel 438
Dauereier 156, 157
Decapoda 281
Dendropupa 270
Denothera 362
Denticeti 307
Depressionszustand 35
Desmidiazeen 110
Desmodonta 268
Deszendenztheorie 165
Detritus 434, 488
Dextrose 58
Diadematida 264
Diademiformia 264
Diastase 51
Diatomeen 109, 442, 446, 486
Dibranchiata 275
Dichogamie 459
Dicrocerus 312
Dictophyllum 231
Didelphyidae 304
Difflugia 14
Diffusion 44
Dihybriden 192
Dikotylen 234
Diluvialflora 421
Dinosauria 299, 317
Dionaea 98, 509
Diözie 113, 449
Diözische Pflanzen 459
Diploid 158
Diploide Chromosomenzahl 157
Diplopora 233
Dipnoi 291
Diptera 285
Dipteris 231
Discina 256
Dissimilation 10, 60
Dixippus 502
Dorippe 496
Dornwald 355
Dotterhaut 141
Dottersack 151, 152
Draba 370
Draco 388
Drohnen 158
Drohnenschlacht 40
Dromaeus 413
Dromatherium 305
Dromiacea 281
Drosera 507
Dryas 242, 420
Drynaria 350
Dryophyllum 235
Duftstoffe von Tieren 465
Dulichium 242
Dünen 370
Düngung 43
— der Luft 52

Ecardines 256, 257
Echeneis 533
Echidna 411
Echinocactus 362
Echinocardium 435
Echinocystites 263
Echinodermata 259
Echinoidea 259, 262
Echinostrobus 223
Echinothuriidae 264, 265
Echiostoma 448
Echte Versteinerung 207
Ectoprocta 255
Edelkoralle 439
Edelweiß 332
Edentata 306, 416, 422
Edrioasteroidea 259
Effektorische Nerven 77
Eiben 226, 341
Eichelwürmer 255, 286
Eichenwald 344
Eidechsen 298
Eierstöcke 143
Eingeschlechtliche Blüten 458
Eingeweidenervensystem 77
Einhäusige Pflanzen 449, 459
Einkapselung 32
Einsiedlerkrebs 495, 543
Eintagsfliegen 284
Einzeller 250
Eisenbakterien 66

Eisfuchs 499
Eisgewächse 332
Eiswüste 370
Eiszeitflora 242
Eiweißstoffe 16, 52
Ektoderm 75
Ektodermzellen 28
Elasmobranchii 288
Elefanten 313
Elementararten 169
Elodea 104, 343
Elymus 370
Embryonalorgane 152
Embryosack 120
Empfängnishügel 141
Emu 413
Encrinus 260
Encyme 51
Encystierung 32
Endokrine Drüsen 71
Endosperm 120, 123
Endospermkern 123
Energieproduktion der Pflanzen 65
Energiewechsel 61
Entamoeba 512
Entdeckungsgeschichte der Zelle 4
Entenmuscheln 279, 438
Enteropneusta 255, 286
Entoderm 75
Entodermzellen 28
Entomostraca 279
Ephemeroidea 284
Ephydatia 406
Epiceratodus 292
Epiphyllum 330
Epiphyse 71, 78, 176
Epiphyten 329, 349, 533
Epizoen 533
Equidae 310
Equiseta 216
Equus 310
Erbmasse 187
Erbeinheiten 200
Erdfaultiere 415
Erdferkel 391, 395
Erdnester der Ameisen 524
Erdnister 478
Erebus 385
Erinaceidae 306
Eristalis 381, 470, 507
Erlenbrüche 345
Ernährung der Pflanzen 42
Ernährungsbeziehungen 485
Eryonidae 281
Erziehung der Jungen 482
Essigbakterien 65
Estheria 279
Eßbare Schwalbennester 480
Eucalyptus 237, 327, 358, 409
Eudorina 108
Eudromias 499
Euglena 85, 86, 93, 541
Euglypha 14, 35
Eulen 454
Eulenpapagei 413
Eumenes 474
Eunotosaurus 297
Eupagurus 544
Euphorbia 330, 360, 450
Euphrasia 512
Euryale 242
Eurypterus 282
Eurytherme Tiere 376
Eusthenopteron 294
Exkrete 69
Exkretion 69
Extrazellulare Verdauung 56

Fagus 344
Fallschirmtiere 388
Faltblätter 331
Falterblumen 457
Familie 520
Färbemethoden 22
Farbensehen der Insekten 451
Farbenwechsel 498
Farne, Fortpflanzung 113
Farnsamer 214
Farnwedel 216
Faultiere 416
Federgras 361
Feigenkaktus 358
Felsenbohrer 438
Felsenkletterer 403
Fennek 391
Fette der Pflanzen 52
— der Tiere 57, 60
Fetthenne 332
Fettkörper 380
— der Insekten 60
Fettkraut 509
Fettpflanzen 332
Fettsäuren 58
Feuchtlufttiere 380
Feuchtpflanzen 329
Feuerlilie 103
Feuersalamander 383
Fichte 238
Fichtenspargel 543
Fieberbaum 358
Fieberrindenbaum 420
Fierasfer 534
Filament 118
Filaria 513
Fingertier 408
Finne 517
Fische 288
Fischsaurier 297
Fissipedia 307
Fissurella 438
Fixierung 22
Flachmoor 371
Flachsseide 511
Flachwassertiere 405
Flagellaten 27
Flattermaki 388
Flechten 368, 538
Fledermäuse 306
Fleischfressende Pflanzen 507
Fliegender Drache 388
Fliegenfalle 509
Flohkrebse 280, 436
Flora der Höhen 374
Florideen 431
Flösselhecht 290
Fluchtreaktion 86
Flügelschnecken 270, 443, 446
Flugfrosch 388
Flughaare 340
Flughörnchen 388
Flugsaurier 300
Fluktuation 196
Foraminifera 250, 318, 320, 446
Formica 524
Fortpflanzungsbeziehungen 449
Fossile Hölzer 208
Fremdbefruchtung 145, 147
Fremdbestäubung 460
Froschbiß 103
Froschlöffel 372
Frostspanner 465
Fruchtknoten 117, 118
Frühreife 154, 155
Fuchsaffen 408
Fucus 113
Fühlborsten 98
Fühler der Schmetterlinge 465
Fühlhaare 98
Fühlpapillen 98
Fühltüpfel 97
Fungia 254
Funktionswechsel 185
Furchungskern 142

Gagea 361
Gagelstrauch 238
Galeopithecus 388
Galeriewald 362
Galium 342
Gallenbildungen 471
Gallwespen 472
Gameten 108, 138
Gammaeule 454
Ganglienzelle 76
Ganoiden 292, 318
Gärungserreger 68
Gasocaris 280

Gasterosteus 434
Gastpflege 535
Gastropoda 269
Gattung 164
Geburtshelferkröte 476
Gefäße der Pflanze 46
Gegenstoffe 72
Gehilfinnen 121
Gehirn 77
Gehirnstamm 78
Gehirntod 33
Geißblattarten 348
Geißelträger 27, 512
Gemmulae 21, 32, 378
Gemse 403
Gene 200
Generationswechsel 114, 119, 159, 160
Genotypus 200
Genus 164
Geotaxis 84
Germinalselektion 199
Geschlechtliche Zuchtwahl 185, 467
Geschlechtschromosomen 187
Geschlechtsdrüsen 143
Geschlechtskern 138
Gespinstnester 525
Gewebeflüssigkeit 59
Gibbons 315
Giftwaffen 494
Gigantostraca 282, 283
Gingko 223, 227, 421
Gleichenia 237
Gleitflug der Tiere 389
Gliederfüßer 277
Gliederpflanzen 217
Globigerinenschlamm 446
Glockentierchen 74
Glossina 513
Glossopteris-Flora 224
Glykogen 54, 58, 60
Glyptosphaerites 260
Glyzerin 58
Gomphognathus 296
Gondwanaländer 224
Goniatites 274
Gonochorismus 145
Gorgonien 448
Gottesanbeterin 283, 502
Grabtiere 390, 391
Grabwespen 473
Grallae 397
Graptolithi 254, 317, 318
Grasbäume 410
Grasland 359
Greifschwanz 387
Greisenbart 350, 419
Greisenschwund 32
Griffel 117, 118
Grillen 466
Großhirnentwicklung 317
Großhirnhemisphären 78
Großkern 139
Grubenbäume 220
Grubenkopf 519
Grünalgen 431
Gründüngung 55
Grunzochse 405
Guanaco 404
Gürteltiere 391, 395, 416
Guttation 48
Gymnolaemata 255
Gymnospermen 118
Gymnospermenperiode 225
Gymnotus 417

Haarmoose 114, 370
Haastia 334
Habichtskraut 241
Haftscheiben 387
Hagelschnüre 153
Haie 288
Hakenwürmer 513
Halbaffen 314, 408
Halbschmarotzer 511
Halicoridae 314
Haliseriten 211
Hämatin 51
Hämoglobin 62
Hämolysin 72
Hämozyanin 64
Haploid 158
Haploide Chromosomenzahl 157
Harnsack 153, 154
Harnsäure 69
Harnstoff 69
Hartlaubflora 356
Haustorien 511
Hautflügler 285, 455
Hectocotylus 148, 149
Hefepilze 67, 106
Heide 367
Heidekraut 335, 368
Heidemoor 371
Helianthus 362
Helikoniden 504
Heliolithida 251
Heliotaxis 83
— der Pflanzen 93
Heliotropismus 83
— der Pflanzen 93, 326
Helix 403
Hemiaster 265
Hemiptera 285
Herde 520
Hermaphroditen 145
Hermaphroditismus 143, 146
Hermelin 499
Herrentiere 314
Herz 62
Herzigel 435
Herzmuscheln 435
Heterocerci 290, 292
Heterodera 513
Heterodonta 262
Heterogamie 138
Heterogonie 159, 160
Heteropoda 270, 318, 443
Heterostraci 288
Heterostylie 463
Heterotroph 54
Heterozygote 200
Heuschrecken 394
Heuschreckenkrebse 281
Hexacoralla 253
Hieracium 241
Hinterkiemer 270
Hippolyte 498
Hippurites 267
Hirnanhang 71
Hochgebirgspflanzen 336
Hochmoor 371
Hochseetiere 405
Hoden 143
Höhlentiere 379
Hokkohühner 417
Holectypoidea 264
Holocephali 289
Holothurioidea 259
Holznester 524
Hominidae 316
Homozygote 200
Hordeum 360
Hormone 71, 145
Hörzentrum 82
Huftiere 309
Hülsenbandwurm 519
Hülsenfrüchtler 240
Hummeln 521, 523
Humusboden 337
Hunde 307
Hüpfende Tiere 391
Hyas 496
Hybriden 190
Hydra 28, 75
Hydractinia 548
Hydrocharis 103
Hydroidpolypen 439
Hydroidquallen 136
Hydrophorida 260, 262
Hydrozoa 251
Hygrophyten 329
Hylobatidae 315
Hymenocaris 279
Hymenoptera 285
Hyolithidae 255
Hyphaena 359
Hypnum 421
Hypophyse 78

Ichthyosauria 297, 298
Ichthyotomie 288
Idioplasma 188
Iguana 388
Immergrüne Blätter 331
Immunität 73
Imperforata 250
Importgesetz 13
Innenschmarotzer 517
Innere Sekretion 71, 145
Insectivora 305
Insekten 284
Insektenblütler 450
Insektenstaaten 521
Inselbewohner 404
Interzellularräume 47
Intramolekulare Atmung 67
Intrazellulare Verdauung 57
Intuskrustation 207
Inzucht 170
Iris 361, 463
Irregularia 264, 318
Isoetes 220
Isogamie 138
Isopoda 280

Jochalgen 110
Jungfernzeugung 108, 129, 155, 156, 159
Juniperus 368

Käfer 285
Käferschnecken 266, 438
Kahmhaut 65
Kalkalgen 433
Kakaobaum 420
Kakteen 130, 330, 362, 419
Kalkalgen 211, 233
Kalkschwämme 251
Kalmus 343
Kamele 311
Kampf ums Dasein 182
Kampos 360
Kannenpflanzen 509
Kannenstrauch 409
Kanonenbein 311
Känophytikum 209
Känozoikum 209
Kappernstrauch 365
Kapuzinerkresse 418
Kartonnester 525
Karyokinese 23
Kasuar 413
Kasuarina-Arten 409
Katalysatoren 51
Katastrophentheorie 166
Kätzchen 132
Kätzchenträger 238
Keilblättler 215
Keilschwänze 417
Keimbläschen 23
Keimdrüsen 143
Keimplasma 188
Keimscheibe 153
Kelch 117
Kernkörperchen 22
Kernplatte 24
Kernsaft 22
Kernspindel 24
Kesselfallenblumen 455, 462
Kettenreflexe 91
Kiefer 238
Kielfüßer 443
Kielschnecken 270
Kiemen 62
Kiemenfüßer 279
Kiemenspalten 177
Kieselalgen 109, 442, 486
Kieselschwämme 251, 447
Kinoplasma 24
Kiwi 413
Klappertopf 512
Klauendrüsen 520
Kleb-Labkraut 342
Kleeseide 511
Kleinarten 169
Kleinkern 139
Kleistogame Blüten 460
Kletterfische 399
Kletterpflanzen 533
Klettertiere 387
Klettfrüchte 342
Kloakentiere 411
Knabenkraut 463
Knollen 104
Knopsche Nährlösung 43
Knospenstrahler 260
Knospung 106, 133, 136, 160, 161
Koboldmaki 387
Köcherfliegen 285
Kohlehydrate 58
Kohltiere 311
Kolibri 417
Koloquinte 366
Kompaßlattich 326
Kompaßnest 391
Kondore 417
Koniferen 226
Königsfarn 237
Konjugation 35, 110, 138
Konstanz der Arten 164
— der Chromosomen 125
Kontinentalverschiebung 426
Kontinuität des Keimplasmas 188
Konularien 255
Konvergenz 267, 389
Kopffüßer 273
Kopfschimmel 111, 128
Kopulation 138
— der Gameten 108
Korallen 29, 136, 251, 439
Korallineen 433
Korallenwurz 543
Korkeiche 357
Krabben 281
Kraushaaralge 106
Krebse 278
Kreuzbestäubung 460
Kreuzung 170, 190
Krummholz 375
Kugeltierchen 27, 85
Kulturrassen 196
Künstliche Parthenogenese 158
Kynotus 409

Labidosaurus 295
Labyrinthfische 399
Lacertilia 298
Laccopteris 231
Lachs 470
Lactuca 326
Lagenostoma 221
Lagersäugling 482
Laichkraut 372
Lama 301
Lamarcks Theorie 180
Lamellibranchiata 266
Lamium 458
Lanzettfisch 82, 286
Lappa 342
Lariosaurus 297
Larven 153
Lasius 524
Lathraea 511
Laubenvogel 413, 467
Laubfall 325
Laubmoose 232, 241
Laubwald 344
Laufsäugling 482
Lauftiere 387, 390
Lebende Fossilien 215, 219
Lebendiggebären 149, 150
Lebensbaum 242
Lebensdauer 36
Lebensgebiete der Tierwelt 386
Lebensgemeinschaft 519, 550
Leberegel 513, 519
Lebermoose 103, 232, 241
Legföhre 375
Leguan 388
Leguminosen 240
Lehre vom Verhalten 83
Leierschwänze 413
Leinkraut 452
Lemna 103

Lemurinae 408
Lepadidae 279
Lepas 438
Lepidodendren 215, 219
Lepidophyten 215
Lepidoptera 285
Lepidosauria 298
Lepidosiren 377, 417
Lepidostei 290, 292
Leptolepidae 290
Leptostraca 280
Lezithin 52
Lianen 348, 533
Libellen 284
Lichtsinnesorgane der Pflanzen 96
Licht und Leben 326
— und Tierwelt 378
Limnaeidae 270
Limulus 281, 282
Lindengewächse 240
Lingula 40, 256, 266
Linin 22
Lipoide 16
Liriodendron 235
Lithistida 251
Lithodomus 438
Lithothamnion 434
Littorina 437
Llanos 360
Lobocrinus 261
Lockblüten 450
Loebsche Theorie 86
Lomechusa 536
Lorbeer 238
Luft und Tierwelt 379
Lungen 62
Lungenfische 399, 413
Lungenschnecken 270
Lurche 294
Lycopodiales 216, 218
Lymphe 59

Macchie 357
Machairodus 40
Macrobiotus 31
Macrocystis 433
Madagaskartiere 408
Madenwürmer 513
Madrepora 252, 440
Madreporenplatte 261
Maeandrinae 253
Magnolien 235, 239
Maja 496
Makis 408
Makrogameten 138
Malacostraca 279
Malaria 513
Malpighische Gefäße 70
Mammalia 303
Mammutbäume 36, 226, 238, 421
Mangrovewald 353
Manis 384, 391
Mannaflechte 365
Männchenerzeugung 156, 157
Mantelrose 545
Manteltiere 255, 439
Mantis 383, 502
Maquis 357
Marattiaceen 216
Marchantia 103, 232
Margaritifera 439
Marsipobranchia 286
Marsupialia 304, 411
Maskierung 496
Massenauslese 196
Mastodontinae 313
Matonia 232
Matten 363
Mauerpfeffer 332
Maurervögel 479
Mäusegerste 360
Mazeration 207
Mechanismus 101
Medusen 29
Meerfaden 211
Meersenf 338
Megatherium 306
Megatheutis 276
Mehlkäfer 379
Melampyrum 512
Melanismus 402
Meloë 485
Mendelforschung 190
Menschenaffen 315
Merogonie 158, 159
Merostomata 281, 283, 317, 319
Mesaxonia 309
Mesembryanthemum 332, 503
Mesophytikum 209
Mesozoikum 209
Metagenese 160
Methangärung 68
Miesmuschel 438
Mikrogameten 138
Mikropyle 120
Milben 514
Milchdrüsen 481
Milchröhren 71
Milchsäuregärung 68
Mimikry 504
Mimosa 76, 92
Miniervögel 477
Mischlingsforschung 190
Mistel 341, 511
Mitose 23
Mittagsblumen 332
Mittelzeit der Erde 209
Moastrauß 413
Moeritherium 312
Mohnarten 453
Mollusca 266
Molluscoidea 255
Molukkenkrebs 281, 282
Moneren 26
Monodelphia 304, 316
Monohybriden 192
Monokotylen 234
Monomyaria 268
Monotremata 303, 411
Monotropa 543
Monözische Pflanzen 449, 459
Monsumwälder 354
Moor 371
Moorpflanzen 336
Moosblüten 115
Moose 241, 368
Moostierchen 255, 378, 439
Morpho 387
Mucor 111, 128
Multituberculata 304
Muschelbänke 439
Muschelkrebse 279
Muscheln 266
Mutation 196
Mutterkuchen 150, 153, 154
Mya 435
Mykorrhiza 542
Myriapoda 284
Myrmecocystis 528
Myrmecodia 535
Myrmecophaga 384, 395
Myrthen 236, 331
Mysis 422
Mysticeti 307
Mytilus 438
Myxine 514

Nachahmung 500
Nachtkerze 362
Nachtgewächse 211
Nacktsamige Pflanzen 118
Nadelhölzer 118, 120, 335, 344
Naganakrankheit 513
Nagetiere 306
Nahrungsdotter 151
Nahrungsinstinkt 471
Najadidae 268
Nandu 417
Nannoplankton 487
Napfschnecken 438
Narbe 117, 118
Nashörner 310
Nashornvogel 479
Nassellaria 251
Nasuti 529

Natürliche Zuchtwahl 183
Nauplius 180
Nautiloidea 273, 317
Nautilus 40, 273, 319
Nebaliidae 279
Nebenformen 41, 274
Nebennieren 71
Nektar 453
Nektarien 455
Nekton 428, 432, 442, 444, 486
Neolemus 278
Neotenie 155, 156
Neottia 543
Nepenthes 409
Nervenknoten 77
Nervensystem 76
Nesseltiere 251
Nestbau 477
Nestflechter 478
Nestflüchter 480
Nesthocker 480
Nestwurz 543
Netzflügler 285
Neunaugen 514
Neuron 78
Neuroptera 285
Neuropteris 222
Neuzeit der Erde 209
Nickhaut 176
Nilsonien 231
Nilwaran 391
Nischenblätter 350
Nitratbakterien 66
Nitritbakterien 66
Nitrobacter 66
Nitrosomonas 66
Nivalpflanzen 375
Noeggerathiopsis 224
Notharctus 315
Nucellus 120, 130
Nucleolus 22
Nuculacea 266
Nummulites 250
Nuphar 372
Nymphaea 372

Oasen 365
Obolacea 256
Octocorallia 251
Octopoda 277
Odonata 284
Odontospermum 365
Ökologie 325
Ölbaum 239, 256, 257
Oleander 239, 331
Oliven 356
Ölkäfer 485
Olm 379
Ontogenie 176
Oogonium 112
Opalina 512
Ophidia 298
Ophiuroidea 262
Opisthobranchia 275
Opossum 304
Opuntia 98, 330, 358, 362
Orchis 463
Ornithogalum 361
Ornithorhynchus 411
Orobanche 511
Orthoceratidae 275, 319
Orycteropus 391
Osmose 61
Osmoseversuch 44
Osmunda 237
Osterluzei 455, 461
Ostracoda 279
Ostrea 438
Ostreidae 268
Ovarien 143
Ovisten 140
Ovoviviparität 149, 150
Oxalis 325
Oxygomphius 304
Oxyhämoglobin 62
Oxyurus 513
Ozellen 97

Pagurus 545
Palaeodictyoptera 284
Paläophytikum 209
Paläozoikum 209
Palechinoidea 262
Palmen 237, 348
Palmendieb 470
Palmfarne 118, 122, 223, 228
Paludina 272
Pandorina 27, 29, 36, 108
Pangene 21
Pankreas 71
Pantoffeltierchen 84
Papierwespen 524
Papilio Merope 505
Pappel 235
Paramaecium 35, 84, 541
Parasiten 53
Parietalorgane 287
Parthenogenese 108, 128, 155, 156, 159
— künstliche 158
Patellidae 271
Pecopteris 216
Pectinidae 268
Pelmatozoa 259
Pelzbienen 485
Penicillium 106
Pentastomum 514
Perforata 250
Peridineen 486
Perigon 117
Pflanzenseele 98
Pflanzentiere 30
Phänotypus 200
Phosphatide 52
Phototaxis 83
Phragmokon 275
Phryganoidea 285
Phykomyzeten 112
Phyllium 502
Phylloceratidae 274
Phyllotheca 224
Picea 238
Pieriden 504
Pillendreher 473
Pillenwespe 474
Pilze 511
Pilzsymbiose 542
Pilzzucht 491
— der Ameisen 530
Pinguicula 509
Pinselschimmel 106
Pinus 238
Pipa 476
Pistill 117
Plankton 486
Planorbis 272
Plasmodesmen 75, 99
Plasmodium 513
Plasmolyse 45
Plasome 21
Platanus 240
Plattformnester 478
Platyceras 271
Plazenta 153, 154
Plesiotheutis 276
Pleuromeia 226
Pleurotomariidae 271
Podocoryne 548
Polarweide 242
Polkerne 138
Pollen 131
Pollensäcke 118
Polyhybriden 192
Polymorphe Tierstöcke 136
Polymorphismus 30
Polypen 29, 136
Polyplacophora 266
Polypodium 113
Polystomeen 515
Polytrichum 114
Polzellen 126
Population 194
Populus 235
Poterium 493
Präformationslehre 140
Präzipitine 72
Primula 463
Probion 203

Productidae 257
Proglottiden 517
Prosobranchia 270
Proteaceen 238
Prothallium 113
Protonema 115
Protozoa 250
Psilophyten 210, 212
Psilophytenzeit 211
Psychiden 495
Psycho-physischer Parallelismus 81
Psychovitalismus 100
Pteridophyten 213, 215
Pteridospermen 214, 222
Pterinea 269
Pterolepis 287
Pteropoda 270
Pterygogenea 284
Pulmonata 270
Pupa 270
Pupillenreflex 80
Pygaster 263
Pyrgoma 267

Quallen 251
Quastenflosser 293
Quellen 338

Rädertiere 31
Radiolarien 250, 446, 541
Rafflesia 511
Rankenfüßer 279
Rasenameise 395
Rassen 168, 169
Raubtiere 306
Reduktionsteilungen 125, 157, 158
Reflextätigkeiten 80
Regeneration 134
Regenpfeifer 499
Regenwald 355
Regenwürmer 408
Regressionsgesetz 194
Regularia 318
Reifung der Keimzellen 157
— des Eies 157, 158
Reifungsteilung 126
Reine Linien 194
Reizbarkeit 74
— der Pflanzen 91
Reliktenformen 421
Rentier 401
Rentierflechte 370
Reptilia 295
Reservestoffe der Pflanzen 49
Resorption der Nahrung 58
Rezeptorische Nerven 77
Rhachiopteris 221
Rhacophorus 388
Rhamphastiden 417
Rhamphorhynchus 301
Rhea 417
Rhizome 104
Rhizophora 353
Rhizophyllum 267
Rhodeus 470
Rhododendron 331, 375
Rhodophyzeen 431
Rhynchites 473
Rhynchocephalia 298
Rhynchonellacea 257
Rhynchotrema 258
Richthofeniidae 257
Richtungskörper 126, 138
Riesenfaultier 306
Riesenhirsch 40
Riesenkrebse 282
Riesentang 433
Riesenwuchs 41
Rindenkorallen 448
Rinder 312
Robben 307
Rochen 289
Rodentia 306
Röhrenquallen 30, 136
Röhrenwürmer 439
Rose von Jericho 365
Rosen 453
Rotalgen 431
Rotang 533
Rotangpalmen 348
Rotbuche 344
Rübenälchen 513
Rubus 241
Rückenmark 77
Rückenmarkreflex 80
Rückenmarksrohr 78
Rückschlag 194
Rudimentäre Organe 173
Rudistae 267
Rundmäuler 286
Rundwürmer 519
Ruscus 330
Rüsseltiere 312

Sacculina 516
Sackträger 495
Safran 361
Saftmale 458
Saftpflanzen 332
Saftsteigen 46
Sagartia 544
Sagittaria 372
Salamandra 383
Salanganen 480
Salbei 460
Salenia 265
Salicornia 338
Salix 242
Salpen 286
Salpeterbakterien 66
Saltatoria 284
Salvia 460
Salvinia 115
Salzbodenflora 370
Samen 117, 140
Samenkern 141
Samenkorn 124
Samenpflanzen 119, 124
Samentierchen 140
Sandkrabbe 435
Sandmuscheln 435
Sandsegge 371
Sandwürmer 435
Sanguisorba 493
Sao 277
Saprolegnia 106, 112
Saprophyten 53
Sarcophaga 515
Sarcorhamphiden 417
Sargassum 433
Sarothamnus 330
Sarracenia 510
Sauerklee 325
Säugetiere 303
Saugwurzeln 511
Saumriffe 440
Sauropterygia 297, 298, 319
Saururae 302
Savanne 359
Savannenwälder 354
Saxicava 438
Saxifraga 421
Scaphopoda 266
Schachtelhalme 215, 216, 232
Schafe 403
Schenkelsammler 453
Schienensammler 453
Schiffsbohrwurm 438
Schiffshalter 533
Schilddrüse 71
Schildläuse 465
Schilfrohr 372
Schimmelpilze 111
Schirmakazien 360
Schlafkrankheit 513
Schlafnest 480
Schlammfische 290
Schlammspringer 399
Schlangen 298
Schlangensterne 261
Schleimfische 514
Schlundspalten 177
Schlupfwespen 470
Schmalnasen 415
Schmarotzer 53
Schmarotzerrose 544
Schmarotzertum 510

Schmeißfliegen 515
Schmetterlinge 285, 454
Schmetterlingsfarben 500
Schmuckfarben 467
Schnabeligel 395, 411
Schnabelmal 481
Schnabeltier 411
Schnecken 269
Schneehase 499
Schneehuhn 401, 499
Schneetiere 498
Schneidervögel 479
Schnepfenstrauß 413
Schnirkelschnecken 403
Schraubenalge 111
Schreckensaurier 299
Schreckstellung 495
Schuppenbäume 215, 219
Schuppengewächse 215
Schuppenmolchfisch 417
Schuppentiere 395
Schuppenwurz 511
Schutzfarbe 497
Schutzfärbung 501
Schutzform 497
Schutz- und Trutzmittel 491
Schwämme 251
Schwebevorrichtungen 442
Schwebfliegen 455
Schwefelbakterien 65
Schweißdrüsen 71, 381
Schwertlilie 463
Schwertschwänze 282
Schwimmfrucht 341
Schwimmvögel 397
Scincus 391
Scirpus 372
Scyphistoma 161
Scyphozoa 251
See-Eicheln 279
Seegras 431
Seegurke 259
Seehunde 307
Seeigel 259, 262, 318, 438
Seekatzen 289
Seekühe 314
Seelilien 260
Seenadel 476
Seepferdchen 476
Seepocken 438
Seerosen 240, 242, 372, 438, 542, 543
Seerosengewächse 236
Seesterne 259, 261
Seestichlinge 434
Seewalzen 446
Segmentalorgane 70
Sehzentrum 82
Sekrete 69
Sekretion 69
Sekundäre Geschlechtsmerkmale 143
Selachii 289
Selaginellen 352
Selbstbefruchtung 145, 146
Selbstbestäubung 459
Selbststerilität 464
Selektion 183
Sepiidae 277
Sepioidea 276, 319
Septen 273
Sequoia 36, 226, 238, 420
Serpuliden 439
Sertularia 29
Serum 72
Sicherung der Befruchtung 147, 148
Sichtotstellen 495
Siderone 500
Siebröhren 52
Siegelbäume 220
Sigillarien 220
Silberblatt 420
Silberwurz 242
Simiidae 315
Sinnpflanze 76
Sipho 273
Siphoneen 211
Siphonen 275
Siphonophoren 30, 136
Sirenia 314
Skelettformen 494
Skink 391
Skorpione 283
Skrub 409
Somatischer Kern 139
Sommerschlaf 377
Sommerwurz 511
Sonnenblume 362
Sonnentau 507
Soredien 540
Soziale Herde 520
Spaltnapfschnecke 438
Spaltpilze 510
Spaltöffnungen 46, 328
Spaltungsatmung 67
Spaltungsregel 190
Spannerraupen 502
Spartium 330
Spechthöhle 477
Speichelnestbauer 479
Sperma 140
Spermatophoren 147, 148
Spermatophyten 124
Spermatozoen 140
Spezies 164
Sphagnum 370
Sphenodon 298
Sphenophyllum 215, 218
Sphenopteriden 216, 222
Spinnen 283
Spinnenkrebs 497
Spiriferacea 258
Spirochaete 513
Spirogyra 111
Spirorbis 439
Spirula 277
Spirulirostra 276
Spongiae 251
Spontane Variationen 197
Sporangien 113
Spore 102
Sporenbildung 106, 137
Sporen der Bakterien 32
Sporenpflanzen 106
Sporentiere 512
Springtiere 390
Springvariationen 197
Sprossung 133
Spulwürmer 126, 513
Spumellaria 251
Squalodon 308
Stabheuschrecken 502
Stachelhäuter 259, 318
Stammsukkulenten 333
Stangeria 242
Stapelia 333
Stärkebildner 51
Stationärer Kern 139
Statischer Sinn 95
Statoblasten 32, 378
Statolith 95
Staubbeutel 118
Staubfaden 118
Staubgefäß 117
Stecklingsverfahren 104
Stegocephali 293, 294
Steinbrech 421
Steineiche 357
Steinkohlenflora 215
Steinkohlenzeit 213
Steinkorallen 440
Stellersche Seekuh 314
Stelzwurzeln 353
Stempel 117
Stenodictya 285
Stenotherme Tiere 376
Steppe 360
Steppenhexen 362
Sternata 265
Sternkoralle 439
Stichling 476
Stigmarien 219
Stimmapparate 465
Stipa 361
Stoffwechsel 61
Stomatopoda 281
Stör 289
Strandhafer 370
Strandschnecken 437

Stringops 413
Strophomenacea 257
Strudelwürmer 542
Stuhlrohrpalmen 349
Suberites 496, 544
Subsigillarien 220
Succinea 399
Succulenten 332
Südamerika, Lebewelt 414
Sumpf 371
Sumpfgelände 396
Sumpfpflanze 92
Sumpfzypressen 226, 238, 345, 421
Süßwasserpolyp 28, 75, 541
Süßwasserschwämme 378
Symbiose 538
Symphilie 535
Sympathisches Nervensystem 77
Syncarida 280
Synergiden 121, 130

Tabulata 251
Taenia 517
Taeniopteris 225, 231
Talgdrüsen 71
Tanganjikafauna 407
Tange 431
Tanne 226, 238
Tanrek 408
Taschenkrebse 439
Taubnessel 458
Tausendfüßer 284
Taxaceen 226
Taxien 93
Taxodien 226, 237, 239, 345, 421
Taxodonta 266
Taxus 341
Teilung 133, 160
Teleostei 290
Teleostomi 289
Temperaturoptimum 326
Tenebrio 279
Tentaculitidae 255
Termiten 286, 391, 522, 525, 528
Termitengäste 535
Testicardines 257
Testudinata 297
Tetracoralla 252
Tetralophodon 313
Tetrarhynchus 519
Tetraxonia 251
Teufelsblume 502
Teuthoidea 276
Thallus 103
Thecoidea 259
Theobroma 420
Theriodontia 296
Thermotaxis 84
Theromorpha 295, 303, 316
Thigmotaxis 84
Thinnfeldia 230
Thrips 453
Thuja 242
Thymus 71
Tiefsee 443
Tiefbaum 354
Tierfangenden Pflanze 374, 507
Tierseele 88, 98
Tierstock 29
Tierwelt der Höhen 401
Tillandsia 350, 419
Tintenfisch 275
Titanotheriidae 310
Töpfervogel 479
Torf 371
Torfmoos 370
Toxine 73
Tracheen 46, 62
Tracheenkiemen 62
Tracheenlungen 62
Tradescantia 6
Tragzeit 482
Transpiration 46, 328
Transplantation 144
Trapa 240
Traubenzucker 58
Träufelspitzen 352
Triaxonia 251
Trichterwickler 473
Tridacna 269
Trigoniidae 268, 269
Trilobita 278, 317
Trockengräser 331
Trockenlufttiere 380, 390
Trockenpflanzen 329
Trockenstarre 31, 380
Trockenzeit 392
Tropaeolum 418
Trophobiose 537
Tropischer Regenwald 345
Tropismen 93
Tropophyten 335
Trypanosomen 513
Tulipa 361
Tundra 370
Tunicata 255, 286
Tylenchus 513
Tyrannen 417

Überbefruchtung 142
Überpflanzen 533
Uferflora 371
Ufergelände 396
Ullmannia 223, 225
Ulothrix 106, 108
Underclay 220
Ungulata 309
Unkräuter 343
Unpaarzeher 309
Urraubtiere 306
Ursprung des Lebens 203
Urvögel 302
Urzeugung 203
Utricularia 509

Vakuole 45
Vallisneria 451
Varanus 391
Variabilität 169, 182
Varietäten 164, 168
Vegetationsformationen 343
Vegetative Vermehrung 102, 133
Venusfliegenfalle 98
Venusmuschel 438
Verbascum 332, 453
Verbreitungsmittel der Tiere 384
Verdauungsenzyme 57
Verdunstung 47
Vererbungslehre 168, 186
Verhalten der Tiere gegen Licht 83
Vermes 255
Versteck der Tiere 495
Vertebrata 286
Verwesungspflanzen 53
Vioa 438
Vitalismus 101
Vitamine 71
Viverridae 307
Viviparität 149
— der Pflanzen 353
Vögel 301
—, Brutpflege 477
Vogelei 152
Vogelinseln 398
Vogelnestfarn 350
Volborthella 273
Vollschmarotzer 511
Voltzia 225
Volvox 27, 36, 85, 108
Vorderkiemer 270
Vorkeim 113

Wabenkröte 476
Wacholder 368
Wachstumskrümmungen 93
Wachtelweizen 512
Waffen der Tiere 469
Wahlvermögen der Wurzel 45
Walchia 223
Wald 343, 386
Walnuß 238, 240
Wandelndes Blatt 502

Wanderheuſchrecken 384
Wanderkern 139
Wanderungen 470
Wanzen 285
Waptia 279
Wärme und Leben 325, 376, 379
Warnfarben 495
Waſſerfarn 113, 115
Waſſerflöhe 378
Waſſerkulturen 42
Waſſerlinſe 103
Waſſernuß 240
Waſſerpeſt 104, 343
Waſſerſchimmel 106, 112
Waſſerſchlauchgewächſe 509
Waſſerſpalten 48
Waſſer und Leben 327
Watvögel 397
Weberſpinnen 284
Webervögel 478
Wechſelpflanzen 335
Wegeneriſche Theorie 426
Weichtiere 266
Weinbergſchnecke 380
Weinſtock 240
Weizenälchen 32, 513
Welwitschia 367
Wendezehe 387
Weſpenſtaat 522
Wettertanne 375
Wieſen 362
Wieſenmoor 371
Wieſenſalbei 460
Willenshandlungen 80
Wimperinfuſorien 541
Windenſchwärmer 454
Wind und Pflanzen 338
Winterknoſpen 103
Winterſchlaf 377, 401
Wirbeltiere 286
Wolfsmilch 330, 360
Wolfsſpinne 475
Wollkrabbe 496
Wollkraut 332, 453
Würgerfeige 350
Würmer 255
Wurzeldruck 46
Wurzelfüßer 541
Wurzelhaare 45
Wüſte 364
Wüſtenſteppe 364
Wüſtentiere 498

Xanthophyll 50
Xanthorrhoea 410
Xenarthra 416
Xerophyten 329
Xiphosura 282
Xylina 502

Yak 405
Yucca 362

Zahnarme 306, 416
Zahnröhren 266
Zahnwale 307
Zelle, Definition 8
Zellkern 6, 22
Zellknoſpung 137
Zellſpannung 45
Zellſproſſung 106
Zentralkörperchen 24
Zentroſom 24, 141
Zeuglodon 308
Ziegen 403
Zikaden 466
Zimtbäume 238
Zirbeldrüſe 78, 176
Zirbelkiefer 241
Zirkumnutation 93
Zitteraal 417
Zooxanthella 439, 541
Zoözien 256
Zostera 431
Zuchtwahl 183
Zungenwürmer 514
Zweiflügler 285, 455
Zweikiemer 275
Zweihäuſigkeit 113, 449, 459
Zwergbirke 242, 421
Zwerghirſche 311
Zwergplankton 487
Zwergwacholder 375
Zwiebeln 104
Zwitterblüten 458
Zwitterdrüſe 145, 146
Zwittertum 143, 145, 146
Zyanophyll 50
Zyanophyzeen 106
Zygnemazeen 111
Zygomorphie 458
Zygopterideen 216
Zygoſpore 111
Zygote 108
Zykadeen 118, 122
Zymaſe 67
Zypreſſengewächſe 226, 357
Zyſten 32
Zytogene Vermehrung 102, 106, 137

★ ★ ★

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig

STECHERT & Co

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 124866341